

**CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL
DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA**

ESCUELA DE POSGRADO

“Efecto de la sombra del café y el manejo sobre la incidencia, severidad,
cantidad de inóculo y dispersión de *Hemileia vastatrix* en Turrialba, Costa
Rica”

Por:

Jimmy Trinidad Pico Rosado

Tesis sometida a consideración de la Escuela de Posgrado
como requisito para optar por el grado de

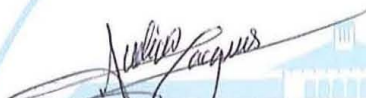
Magister Scientiae en Agroforestería Tropical


Turrialba, Costa Rica
2014


Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por la División de Educación y el Programa de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del estudiante, como requisito parcial para optar por el grado de


MAGISTER SCIENTIAE EN AGROFORESTERÍA TROPICAL

FIRMANTES:



Jacques Avelino, Ph.D.
Codirector de tesis

P/ 
Elías de Melo Virginio, Ph.D.
Codirector de tesis


Clémentine Allinè, Ph.D.
Miembro Comité Consejero


Sergio Vilchez, M.Sc.
Miembro Comité Consejero


Francisco Jiménez, Dr. Sc.
Decano Programa de Posgrado


Jimmy Trinidad Pico Rosado
Candidato

DEDICATORIA

De manera muy especial dedico este trabajo a mi familia: mi esposa, Gladys Sabando, a mis hijos, Katheryn Pico, Tatiana Zambrano y Mathews Pico. A ellos que me han dado su apoyo y la fuerza para seguir adelante con dedicación y amor, y sabiendo que he robado una parte del tiempo de cada uno para reunir argumentos y culminar con éxito este proceso.

A mis Padres, que me formaron con mucho amor y esfuerzo, para ser un hombre de bien y trabajar con amor y equidad por las causas justas, y así construir un mundo mejor.

AGRADECIMIENTO

A Dios, por darme la oportunidad de ser parte de la vida. A mi familia por el gran apoyo y comprensión y por ser parte de mi vida, sueños y anhelos.

Al comité de tesis: Jacques Avelino, Elias de Melo, Clementine Allinne y Sergio Vilchez. Por el gran espíritu de colaboración, e invertir parte de su tiempo para guiarme y mejorar mi formación académica.

Al Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias (INIAP), por la confianza puesta en mí y por financiar mi beca.

Al CIRAD (Centre de Cooperation Internationale en Recherche Agronomique pour le Developpement), Francia, por darme la oportunidad de trabajar en este estudio.

A la Unidad de biometría, quien dio el soporte estadísticos en los estudios

Al laboratorio de mejoramiento de cacao del CATIE, por facilitarme el uso de instalaciones.

Al Laboratorio de fitopatología de la Universidad de Costa Rica, sede del Atlántico, por facilitar el uso de sus instalaciones y equipos para la evaluación de las muestras.

A mis amigos: Audrey Boudrot, Isabelle Merle, Evelio Salas, Eduardo Granados, Kauê Feitosa Dias de Sousa, y demás compañeros por brindarme el apoyo y entregar parte de su tiempo en este trabajo.

CONTENIDO

1.	INTRODUCCIÓN GENERAL	1
1.2.	Objetivos e hipótesis	3
1.2.1.	Objetivo general.....	3
1.2.2.	Objetivos específicos	3
1.3.	Hipótesis del estudio	3
2.	Marco referencial.....	4
2.1.	Ciclo de vida completo de la roya del trigo	4
2.2.	La roya anaranjada del café y su ciclo de vida	5
2.2.1.	Diseminación, depositación, germinación de uredosporas de <i>H. vastatrix</i> y penetración en la hoja	6
2.2.2.	Colonización y esporulación de roya <i>H. vastatrix</i>	7
2.3.	Factores que afectan la epidemiología de la roya anaranjada	7
2.3.1.	El inóculo inicial.....	7
2.3.2.	La lluvia y rocío.....	8
2.3.3.	La temperatura y altitud	8
2.3.4.	La carga fructífera.....	8
2.3.5.	La cosecha de los frutos	8
2.3.6.	La sombra	9
2.3.7.	Algunas prácticas de manejo del cultivo de café asociadas a la epidemia	9
3.	Principales resultados.....	10
4.	Principales conclusiones	10
	Artículo I. Efecto de la sombra y el manejo agronómico del café sobre la incidencia, severidad y cantidad de inóculo de <i>Hemileia vastatrix</i>	15
1.	Introducción.....	16
2.	Materiales y métodos	17
2.1.	Descripción del área de estudio	17
2.2.	Factores en estudio.....	17
2.3.	Característica de la sombra y del manejo agronómico	18
3.	Metodologías empleadas para las evaluaciones de campo y laboratorio	19
3.1.	Evaluación del comportamiento de la epidemia y el crecimiento del hospedero y su carga fructífera	19
3.2.	Evaluación de la cantidad de inóculo presente por rama infectada.....	20
3.3.	Variables estudiadas durante el periodo 2013 – 2014	21
3.3.1.	Variables del comportamiento de la epidemia, crecimiento y defoliación del hospedero	21
3.3.2.	Descriptores de la cantidad de inóculo presente por rama infectada	21
3.4.	Métodos estadísticos	22
4.	Resultados	23
4.1.	Efecto de la carga fructífera en el periodo 2013 y 2014.....	23
4.1.	Efecto de la sombra sobre la epidemia, el crecimiento y defoliación del hospedero en el periodo 2013 y 2014	24
4.2.	Efecto del manejo sobre la epidemia, crecimiento y defoliación del hospedero en el periodo 2013 y 2014.....	28
5.	Discusión.....	32

5.1. Efecto de la sombra sobre la incidencia, severidad y cantidad de inóculo	32
5.2. Efecto del manejo sobre la incidencia, severidad, cantidad de inóculo	33
6. Conclusiones.....	34
7. Recomendaciones	34
Artículo II, Efecto de la sombra del café sobre la dispersión en seco de esporas de <i>Hemileia vastatrix</i>, y su relación con el viento, precipitación y humedad relativa	38
1. Introducción.....	39
2. Materiales y métodos	40
2.1. Descripción del área de estudio	40
2.2. Factores en estudio.....	41
2.3. Característica de la sombra y del manejo agronómico	41
3. Metodologías empleadas para las evaluaciones de campo y laboratorio	42
3.1. Evaluación de la cantidad de inóculo por rama infectada	42
3.2. Registro de datos meteorológicos	42
3.3. Evaluación de la dispersión de esporas de <i>H. vastatrix</i> en el aire	43
3.1.1. Características de las trampas Burkard	43
3.1.2. Instalación de trampas para captura de uredosporas de roya	43
3.1.3. Conteo de esporas en laboratorio	44
3.4. Variables estudiadas en el periodo de 2013 y 2014.....	44
3.2. Métodos estadísticos	45
4. Resultados	46
4.1. Comportamiento de la captura de esporas y variables meteorológicas	46
4.2. Relaciones entre variables meteorológicas y selección de predictores meteorológicos de la roya.....	48
4.3. Efecto de la sombra y factores meteorológicos sobre la dispersión en seco de esporas de roya, modelo 1	48
4.4. Efecto de la sombra y factores meteorológicos sobre la dispersión de esporas en seco de roya, modelo 2	50
5. Discusión.....	52
6. Conclusiones.....	53
7. Recomendaciones	53
8. Discusión y conclusiones generales	53
9. ANEXOS.....	57

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ciclo de vida de la roya del trigo (<i>Puccinia graminis</i>) (Agrios 1998).	5
Figura 2. Diagrama representando el ciclo de vida de <i>Hemileia vastatrix</i> (líneas continuas) y factores que lo afectan (líneas discontinuas). Tomado de (Avelino y Rivas 2013).	6
Figura 3. Método para evaluar el crecimiento de la roya y del cafeto, propuesto por Kushalappa y Chaves (1980), ajustado por Allinne (2013). Los cuadros representan los nudos. En la primera fila, el primer número de cada cuadro representa el área total de la hoja izquierda de ese nudo, el segundo es de la hoja derecha (en decenas de cm ²). En la segunda fila, las letras indican el tamaño de la lesión por roya, y el número, el número de lesiones de ese tamaño.	19
Figura 4. Comportamiento de la carga fructífera en el periodo 2013 (izquierda A) y 2014 (derecha B) expresada en número de nudos productivos por planta. Prueba LSD Fisher $\alpha=0.05$, letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos. SDMCF = sombra densa manejo convencional con fungicida, SDMO = sombra densa manejo orgánico intensivo, SMMCSF = sombra media manejo convencional sin fungicida, SMMO = sombra media orgánico intensivo, SSMCF = sin sombra manejo convencional con fungicidas, SSMCSF = sin sombra manejo convencional sin fungida.	23
Figura 5. Curvas de comportamiento de la roya en el periodo 2013 (izquierda) y 2014 (derecha) expresada en porcentajes de infección instantánea (PII) en hojas (A) y área foliar afectada (B). Y cantidad de inóculo por rama infectada (C), según la intensidad de sombra. Pruebas de contrastes $\leq \alpha=0.05$, letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos. (SDMCF) = Sombra densa con fungicida, (SSMCF) = Sin sombra manejo convencional con fungicida.....	25
Figura 6. Curvas de comportamiento de la roya en el periodo 2013 (izquierda) y 2014 (derecha) expresada en porcentajes de infección instantánea (PII) en hojas (A) y área foliar afectada (B), y cantidad de inóculo por rama infectada (C), según la intensidad de sombra. Pruebas de contrastes $\leq \alpha=0.05$, letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos. (SDMO) = Sombra densa manejo orgánico, (SMMO) = sombra media manejo orgánico	26
Figura 7. Curvas de comportamiento de la roya en el periodo 2013 (izquierda) y 2014 (derecha) expresada en porcentajes de infección instantánea (PII) en hojas (A) y área foliar afectada (B), y cantidad de inóculo por rama infectada (C), según la intensidad de sombra. Pruebas de contrastes $\leq \alpha=0.05$, letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos. (SMMCSF) = Sombra media manejo convencional sin fungicida, (SSMCSF) = sin sombra manejo convencional sin fungicida.....	27
Figura 8. Curvas de comportamiento de la roya en el periodo 2013 (izquierda) y 2014 (derecha) expresada en porcentajes de infección instantánea (PII) en hojas (A) y área foliar afectada (B), y cantidad de inóculo por rama infectada (C), según la intensidad del manejo. Pruebas de contrastes $\leq \alpha=0.05$, letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos. (SDMCF) = Sombra densa manejo convencional con fungicida, (SDMO) = Sombra densa manejo orgánico	29
Figura 9. Curvas de comportamiento de la roya en el periodo 2013 (izquierda) y 2014 (derecha) expresada en porcentajes de infección instantánea (PII) en hojas (A) y área foliar afectada (B), y cantidad de inóculo por rama infectada (C), según la intensidad del manejo. Pruebas de contrastes $\leq \alpha=0.05$, letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos. (SMMCSF) = Sombra media manejo convencional sin fungicida, (SMMO) = Sombra media manejo orgánico.....	30
Figura 10. Curvas de comportamiento de la roya en el periodo 2013 (izquierda) y 2014 (derecha) expresada en porcentajes de infección instantánea (PII) en hojas (A) y área foliar afectada (B), y cantidad de inóculo por rama infectada (C), según la intensidad del manejo.	

Pruebas de contrastes $\leq \alpha=0.05$, letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos. (SSMCF) = Sin sombra manejo convencional con fungicida, (SSMCSF) = Sin sombra manejo convencional sin fungicida.	31
Figura 11. Trampas Burkard empleadas para la captura de uredosporas de roya (A). Partes y piezas de la trampa (B). Instalación de cinta adhesiva en el tambor (C). Instalación de cinta capturadora sobre el tambor (D).	44
Figura 12. Comportamiento de la captura de uredosporas dispersadas en seco y variables meteorológicas: total de esporas capturadas por día (A); frecuencia de capturas por hora, datos de sol y sombra juntos (B); promedios por hora de precipitación, ráfagas y porcentaje de humedad relativa por hora, datos promedios de las dos estaciones (C), desde agosto del 2013 a julio del 2014.	47
Figura 13 Análisis en componentes principales (ACP) de las variables meteorológicas: representación de los ejes 1 y 2 (A) y ejes 1 y 3 (B).	48
Figura 14. Interacción sombra y pluviometría sobre la dispersión de esporas de roya en seco (salida del modelo 1); PS: pleno sol, SD: sombra densa. PS= pleno sol y SD= sombra densa. ..	49
Figura 15. Efecto de las ráfagas sobre la dispersión de espore de roya en seco (salida del modelo 1).	50
Figura 16. Efecto de la sombras sobre la dispersión de uredosporas en seco de <i>H. vastatrix</i> , modelo 2: efecto de la interacción sombra y tiempo sin lluvia (Tsl) (A), efecto de la interacción sombra y ráfagas (m/s) (B). PS= pleno sol y SD= sombra densa.	51
Figura 17. Potenciales efectos favorables y desfavorables de la sombra y del manejo sobre diferentes procesos del ciclo de la roya a través de diferentes mecanismos.	54

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Efectos potenciales de la sombra sobre la roya anaranjada sobre los factores que afectan los diferentes procesos de la enfermedad (tomado de Avelino y Rivas 2013, y simplificado).....	4
Cuadro 2. Combinación de niveles de sombra con la intensidad del manejo agronómico.....	18
Cuadro 3. Aplicaciones de fungicidas para el control de roya según el nivel de manejo	18
Cuadro 4. Variables consideradas en el comportamiento de la epidemia de la roya	21
Cuadro 5. Variables consideradas en el comportamiento del crecimiento, defoliación del hospedero y su productividad.....	21
Cuadro 6. Combinación de contrastes para observar efectos de la sombra sobre la epidemia, crecimiento y defoliación del hospedero.....	24
Cuadro 7. AUDPC-AI, PCA, PDAF y parasitismo, según la intensidad de sombra	25
Cuadro 8. AUDPC-AI, PCA, PDAF y parasitismo, según la intensidad de sombra	26
Cuadro 9. AUDPC-AI, PCA, PDAF y parasitismo según la intensidad de sombra	27
Cuadro 10. Combinación de contrastes y efectos del manejo sobre la epidemia, crecimiento y defoliación del hospedero.....	28
Cuadro 11. AUDPC-AI, PCA, PDAF y parasitismo, según la intensidad del manejo	29
Cuadro 12. AUDPC-AI, PCA, PDAF y parasitismo, según la intensidad del manejo.....	30
Cuadro 13. AUDPC-AI, PCA, PDAF y parasitismo, según la intensidad del manejo	31
Cuadro 14. Aplicaciones de fungicidas para el control de roya en el manejo medio convencional	42
Cuadro 15. Significancia del factor sombra y variables meteorológicas modelo 1 (sin la variable tiempo sin lluvia): comparación del modelo completo con los modelos excluyendo una de las variables (A); modelo final con sus factores individuales e interacciones significativos (B).	49
Cuadro 16. Significancia del factor sombra y variables meteorológicas modelo 2 (sin la variable pluviometría): comparación del modelo completo con los modelos excluyendo una de las variables (A); modelo final con sus factores individuales e interacciones significativos (B).	50

LISTA DE ACRÓNIMOS

AUDPC-AI: Área bajo la curva de progreso de la enfermedad del acumulado instantáneo

CATIE: Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza

CIRAD: Centre de Cooperation Internationale en Recherche Agronomique pour le Developpement, Francia

ha: Hectárea

m: Metro

Mj/m²: Millón de joules/metro cuadrado

mm: Milímetro

msnm: Metros sobre el nivel del mar

PII: Porcentaje de infección instantánea

PCA: Porcentaje de crecimiento acumulado

PDAF: Porcentaje defoliación acumulada final

PROMECAFE: Programa Cooperativo Regional para el Desarrollo Tecnológico y Modernización de la Caficultura

Rpm: Revoluciones por minuto

°C: Grados centígrados

RESUMEN

En la pasada epidemia de roya del 2012, se sugirió que los cultivos bajo sombra fueron menos afectados en la producción que los que estaban a pleno sol. Sin embargo la sombra no tiene efectos claros sobre el control de enfermedades, y se ha observado que la roya anaranjada es una de los más controversiales. Se ha mencionado que la sombra tiene efectos complejos y opuestos sobre diferentes procesos del ciclo de vida de la roya.

Con el fin de esclarecer el efecto de la sombra sobre los procesos preinfecciosos, colonización, esporulación y dispersión, se realizaron dos estudios por un periodo de 12 meses. En el primero, se estudiaron los efectos de tres niveles de sombra (*Chloroleucon eurycyclum* + *Erythrina poeppigiana*; *Erythrina poeppigiana* y *pleno sol*) combinados parcialmente con tres intensidades de manejo agronómico (convencional con fungicida y sin fungicida, y orgánico). Esto da 6 tratamientos, sobre la incidencia, severidad y producción de esporas de roya. En el segundo, se estudió el efecto de la sombra (*Chloroleucon eurycyclum*-*Erythrina poeppigiana*) comparado con el pleno sol sobre la dispersión en seco de las esporas de roya y su relación con variables meteorológicas. Ambos estudios se desarrollaron en Turrialba, Costa Rica, a 600 msnm.

En el primer estudio fueron analizados el porcentaje de hojas enfermas, el porcentaje de área enferma, la cantidad de inóculo producido, el área bajo la curva de progreso de la enfermedad (en hojas enfermas y área enferma), el porcentaje de micoparasitismo por *Lecanicillium lecanii*, el porcentaje de crecimiento y defoliación, así como la carga fructífera del hospedero. Se utilizaron modelos lineales generales y mixtos. Adicionalmente, para ver el efecto de la sombra y del manejo agronómico, se realizaron pruebas de contrastes, donde uno de los dos factores (sombra, manejo agronómico) era fijo y el otro variaba. Para la dispersión se realizaron 35 monitoreos utilizando trampas Burkard. Para analizar el efecto de los factores de interés, sobre la dispersión de esporas en seco, se utilizó en un modelo lineal generalizado mixto (GLMR) con distribución Poisson.

Ante una igual carga fructífera, la sombra favorece la roya posiblemente por condiciones de microclima favorables. La sombra densa presenta así mayor intensidad de roya que el pleno sol con incidencias máximas de 94.5% y 74.8%, severidades máximas de 3.6% y 1.92%, cantidades máximas de inóculo de 296.181 y 118.703 esporas por rama respectivamente. La sombra media con manejo orgánico tiene menor intensidad de epidemia que la sombra densa, con incidencias máximas de 72.0% y 82.5%, severidades máximas de 1,2% y 3.6%, cantidades de inóculo máximas de 100 444 y 124 259 esporas por rama respectivamente. La sombra densa favorece más la actividad reguladora de *Lecanicillium lecanii* sobre roya que una sombra media con parasitismo promedios de 8.9% y 4.6% respectivamente, en un manejo orgánico. Y la sombra media favorece más que pleno sol con parasitismo promedios de 8.3% y 4.3% respectivamente, en manejo convencional sin fungicidas. Este efecto es más evidente hacia el final de la epidemia. Condiciones microclimáticas propicias y abundancia de roya podrían explicar la abundancia de este regulador natural de la roya hacia el final del año. La epidemia de roya se reduce a través de ese efecto regulador. En condiciones

normales de producción, la sombra puede también reducir la intensidad de la epidemia al regular la carga fructífera.

El manejo con fungicidas controla la roya en el primer semestre del año, pero al final de año se invierte la tendencia. Entonces es más intensa la epidemia en el manejo con fungicida que en el manejo orgánico, con incidencias máximas de 94.5% y 82.5%, cantidades máximas de inóculo de 296 185 y 124 259 esporas por rama, respectivamente. Al comparar el manejo con un fungicida (cobre) y con dos fungicidas (cobre + sistémico), observamos que a mayor uso de fungicidas se desfavorece más a *L. lecanii* con 8.9% y 3.7% de parasitismo respectivamente.

La sombra en presencia de mucha lluvia favorece la dispersión en seco de las esporas de roya, hasta 3.7 veces más que el pleno sol. La sombra posiblemente intercepte la lluvia, contribuya a formar gotas gordas, las cuales impactan fuertemente en hojas de café enfermas, lo que libera las esporas. Esto se da seguramente porque la sombra estudiada tiene una altura a la intercepción de la copa, comprendida entre 13 a 15 metros, la cual permite que las gotas adquieran energía cinética importante. En tiempos posteriores y cercanos a una lluvia, se observa mayor dispersión (0.17 veces más) bajo sombra que a pleno sol, posiblemente porque las esporas fueron lavadas por la lluvia al pleno sol. Cuando aumenta el tiempo (horas) sin lluvia, este efecto se invierte, y es entonces mayor la dispersión al sol con 0.17 veces más. La sombra intercepta el viento en ausencia de lluvia, por lo que desfavorece la dispersión, en comparación con el pleno sol. La dispersión en seco, cuando no llueve, a través del viento, es limitada comparada con la dispersión en seco derivada de los impactos de las gotas de lluvia de 0.6 y 3.3 esporas por m^{-3} de aire, respectivamente.

Se concluye que la sombra densa tiene efectos opuestos sobre la roya: favorece procesos preinfecciosos, colonización y esporulación de la roya, pero también regula la carga fructífera, favorece a *L. lecanii* y puede reducir la dispersión al interceptar el viento. El balance de estos efectos es difícil de estimar y puede variar en función del clima, del tipo de copa y la altura de la sombra. El manejo con fungicidas también tiene efectos opuestos sobre la roya. Controla la roya pero al mismo tiempo elimina su controlador natural. Sin embargo no se puede asegurar que el control natural y tardío por *L. lecanii* en el manejo orgánico sea suficiente para evitar pérdidas de la producción.

ABSTRACT

In the 2012 coffee rust epidemic, it was suggested that the plants cultivated under shade were less affected than the ones at full sun exposure. However, successful control of disease by cultivating under shade remains very controversial and all the more for coffee rust. Indeed it has been regularly mentioned that shade presents complex and opposed effects on the different processes of the coffee rust life cycle.

Two experiments of 12 months duration were undertaken aiming at clarifying the effects of shade on pre-infectious processes, colonization, sporulation and dispersion of coffee rust. The first experiment studied the effects of three different levels of shade (*Chloroleucon eurycyclum* + *Erythrina poeppigiana*; *Erythrina poeppigiana* and full sun) partially combined with three agronomic management strategies (conventional with fungicides and with no fungicides, and organic) (six treatments in total) on disease incidence, severity and spores production. The second experiment studied the effect of shade (*Chloroleucon eurycyclum*+*Erythrina poeppigiana*), compared to full sunlight exposure, on the dry dispersal of coffee rust and its relation with climate variables. Both studies were undertaken in Turrialba, Costa Rica, at 600 masl.

The first study was focused on the analysis of the percentage of infected leaves and infected area, the quantity of inoculum, the area under the disease progress curve (on infected leaves and area), the percentage of mycoparasitism by *Lecanicilium lecanii*, the host growth and defoliation percentages and fruit load. Statistical analysis consisted in a generalized linear mixed model. In addition, to study the effect of types of shade as well as the agronomical managements, contrast analyses in which one of the two factors was fixed (management or shade) and the other varied were used. The study of dispersion consisted in 35 monitoring using Burkard traps. The statistical analysis used a generalized mixed linear model with a Poisson log-link.

In the situation of an equal fruit load, shade facilitates the development of coffee rust possibly because of more favorable microclimate conditions. Dense shade shows greater coffee rust intensity compared to full sunlight exposure with maximum incidence rates of 94.5% and 74.8%, maximum severity rates of 3.6% and 1.92% and maximum inoculum quantities of 100 444 and 296 185 spores per branch respectively. Medium shade with organic management shows lesser epidemic intensity compared to dense shade, with maximum disease incidence rates of 72.0% and 94.5%, maximum disease severity rates of 1.94% and 3.6%, maximum inoculum quantities of 100 444 and 296 185 spores per branch respectively. Dense shade favors more the regulation activity of *L. lecanii* on coffee rust than medium shade with average parasitism rates of 8.9% and 4.6% respectively, in organic management. On the other hand medium shade favors more parasitism by *L. lecanii* than full sunlight exposure with medium parasitism rates of 8.3% and 4.3% respectively, under conventional management with no fungicides. This effect is all the more obvious at the end of the epidemic. Favorable microclimate conditions and coffee rust abundance might explain the presence of this natural regulator at the end of the year. In normal production conditions, shade also reduces epidemic intensity by the regulation of fruit load.

The treatment with fungicides controls coffee rust in the first part of the year, but a reversed tendency is observed at the end of the year as the epidemic appears then more intense in the management with fungicides than in organic; the disease incidence rates being respectively of 94.5% and 82.5% and the inoculum quantities of 296 185 and 124 259 spores per branch. When comparing two management strategies (the application of one fungicide (copper) and two fungicides (copper + systemic)), it appears that a reduced used of fungicide favors the development of *L. lecanii* with 8.9% and 3.7% of parasitism respectively.

Conditions of heavy rainfall induce up to 4.2 times more dry dispersion of coffee rust in dense shade than in full sunlight exposure. Shade seems to intercept rainfall, therefore generating larger drops of water that impact heavily the coffee leaves and liberate the spores. This is surely explained by the shade cover height, between 13 and 15 meters high, which enables the water drops to acquire an important kinetic energy. A 0.17 increased dispersion is observed under shade compared to full sunlight exposure after rainy periods. This difference is possibly due to the washing of spores by rain in full sunlight. When the number of accumulated hours without rain increases, the opposite effect is observed, with a 0.17 increased dispersion in full sunlight exposure. This is explained by the interception of wind in absence of rainfall that therefore reduces the dispersal in dense shade compared to full sunlight exposure. The dry dispersal of coffee rust by wind gust is less important than the dispersal induced by the water drop impacts; respectively 0.6 and 3.3 spores.m⁻³ of air.

We conclude that dense shade presents opposed effects on coffee rust: it favors preinfectious processes, colonization and sporulation but regulates fruit load, favors *L. lecanii* and may reduce dispersal by intercepting wind gusts.

It is difficult to balance these effects and the balance may vary according to climatic conditions and shade cover and/or height. The management using fungicides also shows opposed effects on coffee rust as it controls it but also kills its natural enemy. However it is not possible to ensure that the natural control operated by *L. lecanii* in organic management, will be sufficient to avoid yield loss.

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

La roya anaranjada es considerada como una de las enfermedades de más importancia en el cultivo de café. Se le dio gran interés en la caficultura mundial cuando devastó muchas áreas de café en la Isla Asiática de Ceilán en 1869, que era el tercer productor mundial. Su efecto fue considerable ya que generó la caída de las exportaciones y la insostenibilidad del cultivo de café en esta región (Saccas y Charpentier 1971). Desde de su llegada a Brasil en 1970 (Mc Cook 2009), se dio mucho interés por generar alternativas para su manejo, así mismo en Centroamérica se tuvo interés para enfrentar este problema. Ya en 1976 llegó a Nicaragua y luego se diseminó rápidamente por otras regiones de vecinas (Schuppener et al. 1977).

La roya es producida por el hongo Basidiomycetes *Hemileia vastatrix*. Es un organismo biótrofo; es decir, que requiere alimentarse y completar su ciclo en células vivas (Zuluaga y Céspedes 2009; Avelino y Rivas 2013). Produce uredosporas como medios de reproducción y dispersión, estas son de formas arrañonadas, equinuladas sobre su mitad superior y lisas ventralmente. También produce teliosporas y basidiosporas (Coutinho et al. 1995; Fernandes et al. 2009), pero estas son vestigios de una forma ancestral del hongo, que no tienen importancia en el desarrollo de la epidemia. Los primeros síntomas se observan en el envés de la hoja, con pequeños puntos amarillentos, que crecen colonizando las hojas. Al final del ciclo de vida de la roya, las lesiones producen uredosporas de color anaranjado y se necrosan (Avelino y Rivas 2013).

En Centroamérica por más de tres décadas se logró convivir con la roya anaranjada, básicamente con el uso de fungicidas y materiales genéticos resistentes (Mc Cook 2009). Una realidad que marcó un paso importante en esta región fue la creación del proyecto PROMECAFE, que impulsó la investigación y transferencia de tecnología. Esto hizo posible un aumento de la productividad y dio los medios para invertir en los cafetales y controlar la roya (Avelino y Rivas 2013). Pero los efectos de la roya anaranjada empezaron a sentirse fuertemente en el periodo 2008 - 2011 en Colombia, en donde el incremento del precio de los fertilizantes implicó una menor inversión en el campo, y por lo tanto, una predisposición al ataque de roya en materiales susceptibles (Rozo et al. 2012).

Consecuentemente, algo no esperado por los países de Centroamericanos fue la agresividad de roya anaranjada en el 2012, al presentarse la epidemia más fuerte de la historia en esta región (Cressey 2013). Los efectos se manifestaron con pérdidas millonarias al sector cafetalero de aproximadamente el 20% en el periodo 2012-2013; no obstante que los efectos más considerables se verán reflejados en el periodo productivo 2013-2014 (Avelino y Rivas 2013). En efecto, las plantas muy afectadas fueron podadas severamente (recepa) y no volverán a producir normalmente hasta 2015-2016. Particularmente en Costa Rica se reportó daños en más del 60% de las áreas de café en diferentes niveles (ICO 2013), lo que permitió la intervención de las autoridades con la declaración de una emergencia fitosanitaria.

Los países Centroamericanos fueron fuertemente afectados en el 2012. Sumados a estos, lo de Colombia en el 2013, Perú y Ecuador también fueron afectados. La roya anaranjada en pocos años tuvo un impacto casi continental. Este comportamiento de la epidemia no ha

sido bien documentado. Sin embargo, Rozo *et al.* (2012) lo asocian al incremento de lluvias que sufrió Colombia desde el 2006 al 2011. En Centroamérica se menciona que aumentos de temperaturas, especialmente las mínimas, y disminución de la lluvia fueron factores que incidieron sobre el incremento de la roya (Avelino y Rivas 2013). Además las epidemias también estuvieron asociadas con la caída de los precios del café (- 30% en el 2012) OIC (<http://www.ico.org/prices/>; consulta del 10-sep-2014), lo que hizo de la caficultura una actividad no rentable en muchos países Centroamericanos.

Las condiciones meteorológicas del año 2012 en Centroamérica se asemejan a lo esperado en el marco del cambio climático: aumentos de temperaturas, reducción de lluvias totales y mayor frecuencia de eventos lluviosos intensos. Se menciona que la sombra es una alternativa para enfrentarse al cambio climático (Avelino y Rivas 2013; Laderach *et al.* 2013), por lo tanto, es importante entender cuál puede ser su efecto sobre la roya. La sombra brinda múltiples beneficios; de los más importantes se reportan el incremento agrobiodiversidad y la captura de carbono; también la sombra regula la carga fructífera, factor asociado a la epidemia (Avelino *et al.* 2004; López *et al.* 2012).

Un combate eficiente de la roya se basa en la integración de prácticas de manejo, entre ellas: podas, fertilización, y el uso de fungicidas químicos (Zambolim *et al.* 1994). Zadoks y Schein (1979) sostienen que la epidemia depende del manejo. Precisamente en estudios realizados en Nicaragua se ha evidenciado que con la aplicación oportuna de las prácticas y niveles de manejo aceptables, la epidemia es menos severa¹; por lo contrario, manejos deficientes pueden repercutir al incremento de la epidemia (Avelino *et al.* 2004).

En la epidemia del 2012, por observaciones de técnicos y productores, se pudo notar que los cultivos de café bajo sombra, aunque tuvieron incidencias altas como el pleno sol, tuvieron un comportamiento mejor que al pleno sol, con menor muerte de ramas² y menor efecto en la producción. El año 2012 presentó en efecto periodos secos y altas temperaturas que pudieron ocasionar estrés a los cafetos a pleno sol, se incrementa así el impacto de la roya bajo esta condición (Avelino y Rivas 2013).

La sombra ha generado muchas controversias. Por una parte, se dice que favorece la incidencia (Staver *et al.* 2001; López *et al.* 2012), mientras que otros indican que reduce la epidemia (Soto-Pinto *et al.* 2002), o que su incremento o reducción depende del tipo de sombra (Salgado *et al.* 2007). En realidad los efectos de la sombra son muy complejos; hay efectos sobre diferentes procesos del ciclo de vida de la roya, los cuales pueden ser opuestos. Por ejemplo, se ha demostrado que la sombra regula las temperaturas (Caramori *et al.* 1996; López *et al.* 2012), lo que podría favorecer los procesos de germinación y colonización de la roya, pero la sombra también crea un ambiente adecuado para el hábitat de controladores biológicos (Schroth *et al.* 2000). Así, es difícil establecer el balance de estos múltiples efectos opuestos (Avelino *et al.* 2004), y se puede interactuar con el ambiente, lo cual explicaría las controversias existentes.

Ante este contexto el presente estudio explica el efecto de la sombra y del manejo del café y su interacción con variables meteorológicas sobre la roya, disociando procesos

¹ Villareina, R., Comunicación personal, septiembre 2014.

² Avelino, J., Comunicación personal, septiembre 2013.

preinfecciosos (dado por la incidencia), colonización (dado por la severidad), esporulación, y la dispersión en seco de esporas de roya (proceso menos conocido).

1.2. Objetivos e hipótesis

1.2.1. Objetivo general

Determinar el efecto de la sombra y manejo agronómico del café sobre procesos preinfecciosos y colonización de la hoja, abundancia de la esporulación y la dispersión en seco de *H. vastatrix*.

1.2.2. Objetivos específicos

- Evaluar el efecto de la sombra del café y el manejo agronómico sobre la incidencia y severidad de *H. vastatrix*.
- Evaluar el efecto de la sombra del café y el manejo agronómico sobre la cantidad de inóculo de roya.
- Evaluar el efecto de la sombra sobre la dispersión en seco de esporas de *H. vastatrix* y su relación con el viento, precipitación y humedad relativa

1.3. Hipótesis del estudio

La sombra en el café puede ejercer efectos sobre las variables meteorológicas, como temperatura, humedad relativa, mojadura de hoja, velocidad del viento y gotas de agua. La sombra puede, por lo tanto, afectar diferentes fases del ciclo de la roya determinadas por estos factores, con efectos inclusive opuestos en diferentes partes del ciclo (Cuadro 1). En este estudio, se pretende explicar el efecto de la sombra sobre los procesos preinfecciosos y colonización, esporulación y dispersión de *H. vastatrix*. Los procesos preinfecciosos se caracterizarán a través de la incidencia, la colonización se expresa en la severidad, la esporulación con la cantidad de inóculo producido y la dispersión el inóculo liberado.

Específicamente las hipótesis son las siguientes:

- Existe efectos opuestos de la sombra del café sobre la incidencia, severidad, cantidad de inóculo producida y la dispersión de *H. vastatrix*.
- Existe efectos opuestos del manejo del café sobre la incidencia, severidad, y cantidad de inóculo producida de *H. vastatrix*.
- La concentración de inóculo en el aire depende de la intensidad de las ráfagas de viento, intensidad de lluvia y horas sin lluvia en interacción con la sombra.

Cuadro 1. Efectos potenciales de la sombra sobre la roya anaranjada sobre los factores que afectan los diferentes procesos de la enfermedad (tomado de Avelino y Rivas 2013, y simplificado)

Vía de acción	Proceso de la roya anaranjada	Efecto de la sombra sobre cada proceso a través de la vía de acción indicada	Explicación
Lluvia	Dispersión	+/-	La sombra intercepta las gotas de agua. Cuando la lluvia es poco abundante, el agua no llega al café. No se da la dispersión. Cuando las lluvias son abundantes, la sombra canaliza el agua, forma gotas grandes con un impacto más fuerte sobre el café (depende de la altura de la sombra).
Viento	Dispersión	-	La sombra intercepta el viento, y reduce la dispersión.
Mojadura	Germinación Penetración	+/-	La sombra conserva el agua libre procedente de las lluvias en la plantación. Sin embargo, bajo sombra, no hay rocío, única fuente de agua libre en días sin lluvia.
Radiación	Germinación	+	La sombra intercepta la radiación y facilita la germinación.
	Penetración	-	La sombra intercepta la radiación y disminuye la receptividad de la hoja del café.
	Colonización	+	La sombra regula las temperaturas. Especialmente, temperaturas máximas diarias de las hojas son más bajas que al pleno sol. Las temperaturas se mantienen más cerca del óptimo para la roya anaranjada.
Carga fructífera	Penetración Colonización	+/-	La sombra reduce el ritmo bienal de la producción. Nunca hay producciones muy elevadas, pero tampoco hay producciones muy bajas. La resistencia fisiológica nunca es alta, nunca es baja.
<i>Lecanicillium lecanii</i>	Esporulación	-	La sombra favorece el micoparásito de la roya anaranjada.

2. Marco referencial

2.1. Ciclo de vida completo de la roya del trigo

El ciclo de la roya anaranjada es sencillo si se compara con otros ciclos de royas. Es el caso de la roya del trigo causada por *Puccinia graminis*. Esta forma diferentes esporas infecciosas sobre varios hospederos. Se dice que esta roya es heteróica (García *et al.* 2007; Carreras y Ogarrio 2012); mientras que la roya del café es monoica ya que solo tiene un hospedero (Figueiredo y Passador 2008; Avelino y Rivas 2013). La roya del trigo produce teliosporas, basidiosporas, espermacias, ecidiosporas y uredosporas, mientras que la roya del café solo produce uredosporas.

La roya del trigo tiene un ciclo completo y se dice que es macrocíclica. En el verano produce teliosporas. Estas caen al suelo y permanecen latentes todo el invierno. Al iniciar la primavera las teliosporas producen un tubo germinativo, el que origina un basidio con dos compartimientos. Cada compartimiento produce un esterigma que lleva las basidióspora monocarióticas producto de la meiosis. Ellas se depositan sobre *Berberis vulgaris*, las que germinan y originan un micelio primario que posteriormente emite

espermogonios (picnidios) con espermacios (picnidiósporas) e hifas receptoras. Se produce plasmogamia entre espermacios e hifas receptoras, lo que origina un micelio secundario dicariótico. Este micelio atraviesa la hoja y en el envés produce ecidios con ecidiosporas (amarillentas). Las ecidiosporas que caen sobre trigo, germinan, y produce uredos de color pardo rojizo. Las uredosporas reinfectan el trigo. Y a mediados del verano, el mismo micelio deja de producir uredos, y origina teliosporas (Figura 1) (Agrios 1998).

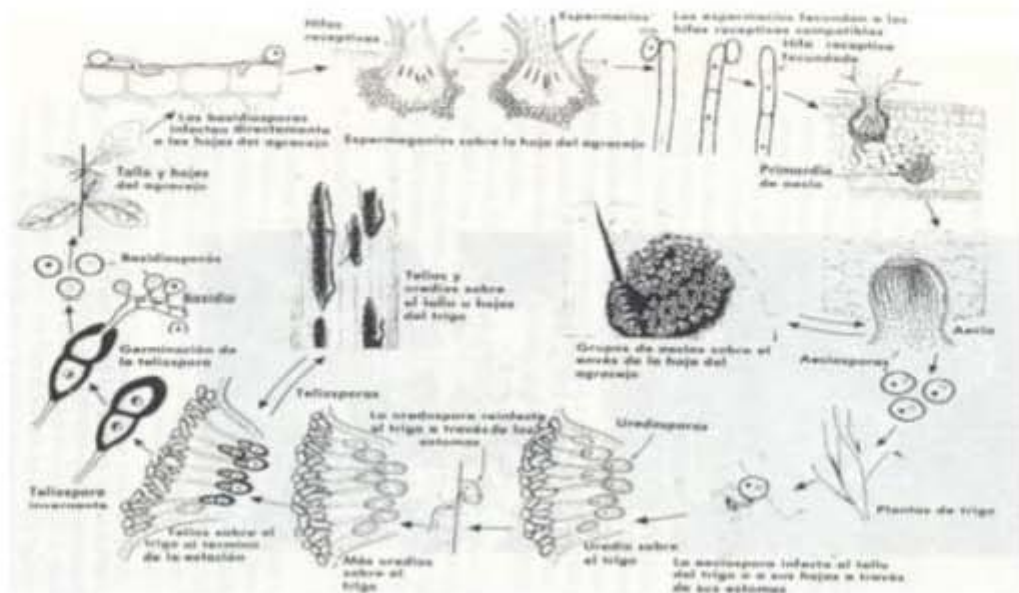


Figura 1. Ciclo de vida de la roya del trigo (*Puccinia graminis*) (Agrios 1998).

2.2. La roya anaranjada del café y su ciclo de vida

La roya anaranjada es producida por el hongo *Hemileia vastatrix*. Es un organismo obligado que se alimenta de células vivas (Avelino *et al.* 1999; Zuluaga y Céspedes 2009). Ataca a especies del género *Coffea*; y el *Coffea arábica* es el más infectado. Produce uredosporas como medios de reproducción y dispersión; estas son de forma reniforme, equinuladas sobre su mitad superior y lisas ventralmente. También produce teliosporas y basidiosporas, pero estas son vestigios de una forma ancestral del hongo, las cuales no son capaces de producir infecciones (Coutinho *et al.* 1995; Fernandes *et al.* 2009). Los primeros síntomas se observan en el envés de la hoja, con puntos amarillentos, que crecen colonizando las hojas. Al final del ciclo de vida de la roya, las lesiones producen uredosporas de color anaranjado y se necrosan (Avelino *et al.* 1999).

La clasificación taxonómica es la siguiente:

Phylum: *Basidiomycota*
 Clase: *Urediniomycetes*
 Orden: *Uredinales*
 Familia: *Chaetoniaceae*
 Género: *Hemileia*
 Especie: *vastatrix*

El ciclo de la roya anaranjada está formado por varios procesos, entre los que se indican: a) diseminación, constituida por la dispersión de esporas; b) la germinación, marca el

inicio de la infección en el tejido; c) la penetración, proceso en donde empiezan las relaciones tróficas entre el hongo y el hospedero; d) la colonización; y e) fase de esporulación, cuando aparecen nuevos propágulos infecciosos (Figura 2). Es importante resaltar que cuanto más corto es el periodo de latencia, es decir, el tiempo transcurrido entre la germinación y la producción de nuevas esporas, más fuerte es la epidemia (Avelino *et al.* 1999).

Figura 2. Diagrama representando el ciclo de vida de *Hemileia vastatrix* (líneas continuas) y factores que lo afectan (líneas discontinuas). Tomado de (Avelino y Rivas 2013).

La dispersión es favorecida por el agua. Al producirse el goteo se originan salpicaduras (Nutman *et al.* 1963). Se ha estimado que una lluvia de 0.3 pulgadas (0.8 mm) es suficiente para que se produzca una liberación de esporas (Bock 1962; Nutman *et al.* 1963). Las esporas se pueden dispersar de varias formas: a cortas distancias por efecto de las salpicaduras del agua (Rayner 1961; Nutman *et al.* 1963), a pequeñas y medianas distancias por el hombre (Waller 1972), el viento propaga a cortas, medianas y largas distancias (Bowden *et al.* 1971; Becker 1977; Kushalappa y Eskes 1989a). Becker (1977) argumenta que existe una relación entre la dispersión de uredosporas con el viento, la lluvia y otros factores como alta temperatura máximas y baja humedad relativa. La depositación es favorecida cuando hay mayor crecimiento en el hospedero (Silva *et al.* 2004).

al. 1987). Bock (1962) sostuvo que cuando se tiene de 15 a 30 esporas/cm², es suficiente para que ocurra una infección. Fagioli *et al.* (1990) argumentan que la infección es mayor en hojas nuevas flexibles y suaves tipo terciopelo.

2.2.2. Colonización y esporulación de roya *H. vastatrix*

Estudios realizados por McCain y Hennen (1984) han definido las fases que ocurren en las relaciones tróficas una vez que se da la penetración del hongo: formación de hifas intercelulares, pioneras primero, y posteriormente alimenticias y colonizadoras, y con haustorios intracelulares. “*Lo anterior conduce a la aparición de los primeros síntomas (un leve amarillamiento entre diez y veinte días después de la germinación en condiciones óptimas). Unas cuantas hifas invaden posteriormente una cámara sub-estomática y producen un agregado de células esporógenas o protosoro*” (Avelino y Rivas 2013). El periodo de incubación, es decir el periodo transcurrido entre la germinación y la aparición de los primeros síntomas, varía de acuerdo con la época y condiciones climáticas. Kushalappa y Martins (1980) reportaron que el periodo de incubación y el período de latencia en enero y febrero, en Brasil, varían de 29 a 62 y 38 a 70 días respectivamente.

Estudios realizados por McCain y Hennen (1984) reportan que una lesión puede contener de 15.000 a 50.000 soros, es decir un grupo de esporas emergiendo por un estoma, los que podrían producir de 300.000 a 2.000.000 de esporas. Rayner (1972) estimó que una lesión produce más de 400.000 esporas en tres meses. Pero no se conoce mucho sobre los factores que influyen en el proceso; aunque se presume que las variaciones de humedad relativa y temperatura podrían afectarlo (Kushalappa y Eskes 1989a). Las lesiones de roya esporuladas pueden ser micoparasitadas por la acción de *Lecanicillium lecanii* (Vandermeer *et al.* 2009; Jackson *et al.* 2012); esto conduce a la disminución del inóculo presente en las hojas, en ambientes que favorecen el biocontrol.

2.3. Factores que afectan la epidemiología de la roya anaranjada

La epidemia de la roya se manifiesta en dos fases: la primera inicia con la presencia del inóculo inicial, el cual es responsable del desarrollo inicial de la enfermedad; la segunda empieza después de las primeras infecciones con la esporulación, que da lugar al inóculo secundario y la repetición del ciclo a través del tiempo (Avelino y Rivas 2013). Se habla así de una epidemia policíclica.

La epidemia depende poco del inóculo inicial. La intensidad de la epidemia depende más del número de ciclos que se puedan repetir en el año (Avelino y Rivas 2013). Se han descrito factores que puede afectarla, entre los de mayor importancia se encuentran: el inóculo residual, lluvia y rocío, temperatura, carga fructífera, época de cosecha y la sombra.

2.3.1. El inóculo inicial

Su mayor fuente es el inóculo residual, constituido por el inóculo que queda en hojas viejas después de un ciclo productivo (Muthappa 1980). El inóculo residual se ve afectado por una alta defoliación de las plantas, la misma que depende de: periodos prolongados de sequía, estado nutricional de las plantas y prácticas culturales como la cosecha y las podas

(Avelino et al. 1991). La cantidad de inóculo inicial afecta la precocidad de la epidemia: a mayor cantidad, más precoz es la epidemia (Avelino y Rivas 2013). La aplicación de fungicidas lleva a un desarrollo más precoz de la epidemia al año siguiente, por su efecto sobre el inóculo inicial. Se considera que las hojas al ser protegidas por el control químico permanecen más tiempo prendidas en las plantas, en las cuales quedan lesiones latentes que al presentarse condiciones favorables, se activan produciendo gran cantidad de inóculo (Muthappa 1980; Avelino *et al.* 1991).

2.3.2. La lluvia y rocío

Dado los efectos ya mencionados del agua libre sobre la dispersión, germinación y penetración, se entiende que la epidemia alcance su mayor desarrollo en la época de lluvia, y su ausencia hace que descienda (Gálvez *et al.* 1982; Santacreo *et al.* 1983). Pero el déficit de lluvias no es una limitante para el desarrollo de la epidemia (Avelino *et al.* 1999). Fuentes de agua libre, como el rocío, que se origina por efecto de la condensación (temperaturas altas en el día y bajas en la noche), pueden favorecer la germinación de las esporas (Muller 1975).

2.3.3. La temperatura y altitud

Como ya se mencionaba, la temperatura es importante en la etapa de germinación, la formación del apresorio y el progreso de la enfermedad. El período de incubación se acorta cuando las temperaturas son favorables. En Honduras se observó que a 750 msnm los periodos de latencia eran de 29 y 62 días (Santacreo *et al.* 1983). Los períodos más cortos, con temperaturas de 18°C a 27°C, se observaron en los meses de agosto y septiembre. A una altitud de 1200 m, los períodos de latencias se alargaron entre 40 a 80 días; situación que se atribuye a la temperatura más baja (Avelino *et al.* 1999). En el Salvador, a 465 msnm los periodos de latencia tuvieron una duración de 27 a 45 días. Entonces se muestra que a menor altura las epidemias pueden ser más intensas (Avelino *et al.* 1999).

2.3.4. La carga fructífera

La carga fructífera es uno de los factores que dependen del huésped y del ambiente del cultivo; y se ve favorecida por el cultivo a pleno sol. Se puede estimar su nivel al inicio de un periodo de producción con el número de nudos fructíferos. Algunos autores relacionan la carga fructífera con el aumento de la epidemia (Avelino *et al.* 2004; López *et al.* 2012). Se sabe que la mayoría de los sistemas de café se caracterizan por una producción bienal, a la cual la epidemia está ligada (Avelino *et al.* 1993). Según Silva (1994), los niveles de producción tienen una influencia significativa con los ataques de la roya, lo cual tiene una relación con los niveles de los compuestos fenólicos que migran de las hojas a los frutos de café. Esto permite mayor vulnerabilidad de las hojas (Carvalho *et al.* 2001).

2.3.5. La cosecha de los frutos

Un factor importante que favorece la diseminación de roya es el movimiento de las plantas, generado por las personas en la época de cosecha del café (Waller 1972; Kushalappa y Eskes 1989b). *“En México, en el periodo de marzo de 1988 a abril de 1989 se observó que el principio de la enfermedad coincidió con el inicio de la cosecha.*

Posteriormente, el crecimiento acelerado de la epidemia ocurrió cuando la cosecha estaba bien establecida. Finalmente la máxima infección se encontró al final de la cosecha. Después de cosecha, la epidemia empezó a declinar” Avelino et al. (1991).

2.3.6. La sombra

Una de las grandes discusiones en los últimos años es el uso de árboles en cafetales. Algunos autores mencionan que favorece la enfermedad (Staver *et al.* 2001; López *et al.* 2012), mientras que otros indican que la reduce (Soto-Pinto *et al.* 2002), o que el aumento o disminución de la roya depende del tipo de sombra (Salgado *et al.* 2007). Estas controversias radican en los múltiples efectos de la sombra sobre la enfermedad, algunos de los cuales son opuestos. Por ejemplo, la sombra es un eficiente regulador de la carga fructífera, lo cual desfavorece la colonización de la hoja (Morais *et al.* 2006; López *et al.* 2012). Pero la sombra también proporciona condiciones de humedad y temperatura más favorables para los procesos de germinación y también colonización (López *et al.* 2012) (Cuadro 1). El balance de esos efectos es difícil de establecer.

La sombra regula variaciones extremas de los factores climáticos. Estudios realizados por Caramori *et al.* (1996) sostienen que la sombra logra mayores rendimientos, especialmente en presencia de heladas, ya que proporciona entre 2 a 4 °C más de temperatura. También puede disminuir hasta 6°C en temperaturas altas (López *et al.* 2012). Evita el rocío. Es un amortiguador de la lluvia y regula las escorrentías (Gomez-Delgado *et al.* 2011). La sombra también intercepta la velocidad del viento (Jaramillo-Robledo y Gómez-Gómez 1989; Muschler 1999). La sombra mejora la calidad del café, reduce los controles de malezas y la utilización de fertilizantes (Fernández y Muschler 1999).

Según su altura y el tipo de sombra, el efecto sobre la energía cinética (energía que posee un cuerpo como consecuencia de su movimiento) de las gotas de agua es variable; es decir, la energía cinética puede ser menor en sombra de poca altura. En cambio en árboles más altos puede favorecer que la energía cinética de las gotas de agua formadas en su cobertura sea mayor e incluso superior (1.5 veces más) que las gotas de agua lluvia a campo abierto (Mosley 1982; Vis 1986).

2.3.7. Algunas prácticas de manejo del cultivo de café asociadas a la epidemia

Según Zambolim *et al.* (1994), un manejo eficiente de la roya se basa en la integración de varias prácticas como: la fertilización, control de malezas, control químico con fungicidas de contacto y sistémicos. En Honduras, Avelino *et al.* (2006) indican que parcelas de café fertilizadas han obtenido menos incidencia de roya, comparadas con las que no fueron fertilizadas. Estos autores lo relacionan al mayor crecimiento, que favorece la dilución de la enfermedad (Ferrandino 2008). Algo similar reportó Cristancho *et al.* (2012) en la epidemia sufrida en Colombia del 2008 al 2011.

Los fungicidas son otra de las herramientas para el control de la epidemia. Los productos cúpricos son cada vez menos usados y reemplazados por otros más eficientes como los de propiedades sistémicas, triazoles y estrobilurinas (Chalfoun y Carvalho 1999). Aunque

cuando se emplean fungicidas es posible que en el próximo ciclo productivo se produzca una epidemia precoz (Avelino et al. 1991).

El control biológico que ejerce el hiperparásito *Lecanicillium lecanii* sobre *H. vastatrix*, es otra opción de control de roya (Jackson et al. 2012). Vandermeer et al. (2009) argumentan que existe una red trófica que permite reducir la incidencia de roya. Las hormigas (*Instabilis azteca*) protegen las escamas de sus depredadores, y aprovechan la miel que estas producen. La población de escamas crece sin depredadores. Cuando las poblaciones son altas, las escamas *Coccus viridis* empiezan a infectarse por *L. lecanii*, el cual es también un hiperparásito de la roya.

Carrion (1988) observó que al aumentar aplicaciones de *L. lecanii*, se obtenía una menor incidencia de roya. Sin embargo el biocontrolador puede hacer el mismo efecto que un producto a base de cobre (González y Martínez 1998).

3. Principales resultados

La sombra densa favorece más la roya que el pleno sol con incidencias máximas de 94.5% y 74.8%; severidades máximas de 3.6% y 1.92; máxima de cantidad de inóculo 296 181 esporas y 118 703 esporas respectivamente. La sombra media con manejo orgánico tiene menor epidemia que sombra densa, con incidencias máximas de 72.0% y 94.5%; severidades máximas de 1.94% y 3.6%; cantidad de inóculo máximas de 100 444 esporas y 296 185 esporas respectivamente, pero la sombra también favorece al enemigo natural de la roya, *Lecanicillium lecanii*. La sombra, por su efecto regulador sobre la carga fructífera, reduce la roya. La sombra también puede reducir la dispersión de esporas al interceptar el viento y favorecerla hasta 3.7 veces más en presencia de lluvias fuertes. El manejo con fungicidas controla la roya en el primer semestre del año, pero al final de año se invierte la tendencia y se hace más intensa la epidemia que en el manejo orgánico, con incidencias máximas de 94.5% y 82.5%, cantidades máximas de inóculo de 296 185 y 124 259 esporas por rama respectivamente. El manejo con fungicidas inhibe a *L. lecanii*.

4. Principales conclusiones

- ❖ La sombra densa tiene efectos opuestos: Por su condición de microclima favorece la incidencia, severidad y cantidad de inóculo, pero también favorece el efecto regulador de *Lecanicillium lecanii* sobre roya, y por el efecto regulador de la carga fructífera desfavorece la epidemia de la roya.
- ❖ El manejo con fungicidas tiene efectos opuestos sobre la roya: Los fungicidas controlan temporalmente la roya, pero al final de la epidemia, la incidencia, severidad y cantidad de inóculo son altos. Por lo contrario, el manejo orgánico controla la epidemia al final de la epidemia, al favorecer la actividad reguladora de *L. lecanii* sobre *H. vastatrix*.
- ❖ La sombra favorece y desfavorece la dispersión en seco de esporas de roya; cuando llueve la sombra densa incrementa la dispersión, en periodos secos y al intersectar el viento la sombra reduce la dispersión.

Referencias

- Agrios, G. 1998. Fitopatología. Enfermedades ocasionadas por Basidiomycetes. 2a ed México, DF (México), Limusa. p 413 - 437.
- Avelino, J.; Muller, R.; Cilas, C.; Velasco Pascual, H. 1991. Développement et comportement de la rouille orangée du caféier (*Hemileia vastatrix* Berk. et Br.) dans des plantations en cours de modernisation, plantées de variétés naines, dans le sud-est du Mexique. *Café, Cacao, Thé* (1): 21-42.
- Avelino, J.; Toledo, J.; Medina, B. 1993. Développement de la rouille orangée (*Hemileia vastatrix*) dans une plantation du sud-ouest du Guatemala et évaluation des dégâts qu'elle provoque. *In Proc. 15th Int. Sci. Colloquium on Coffee*, Montpellier, ASIC, Paris 1993. p. 293-302.
- Avelino, J.; Eskes, A.; Santacreo, R.B.; Rapidel, B.; IICA, S.J.P. 1999. La roya anaranjada del cafeto: mito y realidad. *Desafíos de la caficultura en Centroamérica*. 193-241.
- Avelino, J.; Willocquet, L.; Savary, S. 2004. Effects of crop management patterns on coffee rust epidemics. *Plant Pathology* (5): 541-547.
- Avelino, J.; Zelaya, H.; Merlo, A.; Pineda, A.; Ordoñez, M.; Savary, S. 2006. The intensity of a coffee rust epidemic is dependent on production situations. *Ecological Modelling* (3-4): 431-447. 10.1016/j.ecolmodel.2006.03.013
- Avelino, J.; Rivas, G. 2013. La roya anaranjada del cafeto. <http://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01071036>. 1-47.
- Becker, S. 1977. Diurnal periodicity in spore dispersal of *Hemileia vastatrix* in relation to weather factors. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten, Pflanzenpathologie und Pflanzenschutz*: 577-591.
- Bock, K. 1962. Seasonal periodicity of coffee leaf rust and factors affecting the severity of outbreaks in Kenya colony. *Transactions of the British Mycological Society* (3): 289-300.
- Bowden, J.; Gregory, P.; Johnson, C. 1971. Possible wind transport of coffee leaf rust across the Atlantic Ocean.
- Caramori, P.; Androcioli Filho, A.; Leal, A. 1996. Coffee shade with *Mimosa scabrella* Benth. for frost protection in southern Brazil. *Agroforestry Systems* (3): 205-214.
- Carreras, S.S.; Ogarrio, S.S.R. 2012. Determinación del estado sanitario de las plantas y suelo. Editorial Paraninfo.
- Carrion, G. 1988. Studies on the biological control of coffee rust by *Verticillium lecanii* in Mexico. *Micologia Neotropical Aplicada*: 79-86.
- Carvalho, V.D.; Chalfoun, S.; Castro, H.D.; Carvalho, V.D. 2001. Influencia de diferentes níveis de produção sobre a evolução da ferrugem do cafeeiro e sobre teores foliares de compostos fenólicos. *Ciencia e Agrotecnologia (Brasil)* (1): P. 49-54.
- Coutinho, T.; Rijkenberg, F.; Asch, M.v. 1994. The effect of leaf age on infection of *Coffea* genotypes by *Hemileia vastatrix*. *Plant Pathology* (1): 97-103.
- Coutinho, T.A.; Rijkenberg, F.H.J.; Asch, M.A.J.v. 1995. Teliospores of *Hemileia vastatrix*. *Mycological Research* (8): 932-934. 10.1016/S0953-7562(09)80751-X
- Cressey, D. 2013. Coffee rust regains foothold. Researchers marshal technology in bid to thwart fungal outbreak in Central America. *Nature* (7434): 587.
- Cristancho, M.A.; Rozo, Y.; Escobar, C.; Rivillas, C.A.; Gaitán, A.L. 2012. Outbreak of coffee leaf rust (*Hemileia vastatrix*) in Colombia. *New Disease Reports*: 19. 10.5197/j.2044-0588.2012.025.019

- Chalfoun, S.M.; Carvalho, V.d. 1999. Controle químico da ferrugem (*Hemileia vastatrix* berk & br.) do cafeeiro através de diferentes esquemas de aplicação. *Pesquisa agropecuária brasileira* (3): 363-367.
- De Jong, E.; Eskes, A.; Hoogstraten, J.; Zadoks, J. 1987. Temperature requirements for germination, germ tube growth and appressorium formation of urediospores of *Hemileia vastatrix*. *Netherlands Journal of Plant Pathology* (2): 61-71.
- Fagioli, S.L.G.; Berry, D.; Bieysse, D. 1990. Research on incomplete resistance to *Hemileia vastatrix* Berk et Br. in a group of genotypes of *Coffea arabica* L. from Ethiopia. *Café, Cacao, Thé* (2): 105-144.
- Fernandes, R.d.C.; Evans, H.C.; Barreto, R.W. 2009. Confirmation of the occurrence of teliospores of *Hemileia vastatrix* in Brazil with observations on their mode of germination. *Tropical Plant Pathology* (2): 108-113.
- Fernández, C.; Muschler, R.G. 1999. Aspectos de sostenibilidad de los sistemas de cultivo de café en América central. *Desafíos de la Caficultura en Centro América*. Bertrand. B. Ed. San José, Costa Rica. IICA-PROMECAFE-CIRAD.
- Ferrandino, F. 2008. Effect of crop growth and canopy filtration on the dynamics of plant disease epidemics spread by aerially dispersed spores. *Phytopathology* (5): 492-503.
- Figueiredo, M.; Passador, M. 2008. Morfologia, funções dos soros e variações dos ciclos vitais das ferrugens. *Arq. Inst. Biol., São Paulo* (1): 117-134.
- Gálvez, G.C.; Montolya, M.; Osorio, M.C. 1982. Estudio epidemiológico de la roya del cafeto (*Hemileia vastatrix* Berk & Br.) en El Salvador. *In Simposio latinoamericano sobre caficultura 1982*. p.
- García, G.; Buriticá, C.; Henao, M. 2007. Elementos para la elaboración del libro rojo de hongos royas de Colombia. *Revista Academia Colombiana Ciencias* (121): 449-468.
- Gomez-Delgado, F.; Rounsard, O.; Maire, G.I.; Taugourdeau, S.; Pérez, A.; Oijen, M.v.; Vaast, P.; Rapidel, B.; Harmand, J.M.; Voltz, M. 2011. Modelling the hydrological behaviour of a coffee agroforestry basin in Costa Rica. *Hydrology and Earth System Sciences* (1): 369-392.
- González, E.; Martínez, B. 1998. Control biológico de la roya del cafeto (*Hemileia vastatrix* Berk y BR.) con *Vorticillium lecanii* (Zimm) Viegas. *Revista de Protección Vegetal (Cuba)*.((2): 81-84.
- ICO. (International Coffee Organization). 2013. Report on the outbreak of coffee leaf rust in, Central América and action plan to combat the pest. Consultado el domingo 20 de octubre del 2013. En: http://www.ico.org/leafrust_e.asp.
- Jackson, D.; Skillman, J.; Vandermeer, J. 2012. Indirect biological control of the coffee leaf rust, *Hemileia vastatrix*, by the entomogenous fungus *Lecanicillium lecanii* in a complex coffee agroecosystem. *Biological Control* (1): 89-97.
- Jaramillo-Robledo, A.; Gómez-Gómez, L. 1989. Microclima en cafetales a libre exposición solar y bajo sombrero. *Cenicafé* (3): 65-79.
- Kushalappa, A.C.; Martins, C.P. 1980. Incubation and generation periods for *Hemileia vastatrix* on coffee in Vicosa, Minas Gerais. *Fitopatologia Brasileira* (2): 177-183.
- Kushalappa, A.C.; Eskes, A.B. 1989a. Coffee rust: epidemiology, resistance, and management. CRC Press.
- Kushalappa, A.C.; Eskes, A.B. 1989b. Advances in coffee rust research. *Annual Review of Phytopathology* (1): 503-531.
- Laderach, P.; Hagggar, J.; Lau, C.; Eitzinger, A.; Ovalle, O.; Baca, M.; Jarvis, A.; Lundry, M. 2013. Mesoamerican coffee: building a climate change adaptation strategy.

- López, B., DF; Virginio, F., E de M; Avelino, J. 2012. Shade is conducive to coffee rust as compared to full sun exposure under standardized fruit load conditions. *Crop Protection*: 21-29.
- Mc Cook, S. 2009. La Roya del café en Costa Rica: Epidemias, innovación y medio ambiente, 1950-1995. *Revista de Historia* (59-60).
- McCain, J.; Hennen, J. 1984. Development of the uredinial thallus and sorus in the orange coffee rust fungus, *Hemileia vastatrix*. *Phytopathology* (6): 714-721.
- Morais, H.; Caramori, P.H.; Ribeiro, A.M.d.A.; Gomes, J.C.; Koguishi, M.S. 2006. Microclimatic characterization and productivity of coffee plants grown under shade of pigeon pea in Southern Brazil. *Pesquisa agropecuária brasileira* (5): 763-770.
- Mosley, M. 1982. The effect of a New Zealand beech forest canopy on the kinetic energy of water drops and on surface erosion. *Earth Surface Processes and Landforms* (2): 103-107.
- Muller, R. 1975. L'irrigation precoce, assurance pour une production reguliere de haut niveau du cafeier arabica'. *Café, Cacao, Thé*, XIX: 95-122.
- Muschler, R. 1999. Árboles en cafetales. *Catie*.
- Muthappa, B. 1980. Behaviour of *Hemileia vastatrix* during unfavourable weather. *Journal of Coffee Research* (2): 31-35.
- Nutman, F.; Roberts, F. 1963. Studies on the biology of *Hemileia vastatrix*/Berk./Br. *Transactions of the British Mycological Society (Inglaterra)* (1): 27-48.
- Nutman, F.; Roberts, F.; Clarke, R. 1963. Studies on the biology of *Hemileia vastatrix*/Berk. & Br. *Transactions of the British Mycological Society* (1): 27-44.
- Rayner, R. 1961. Germination and penetration studies on coffee rust (*Hemileia vastatrix* B. & Br.). *Annals of Applied Biology* (3): 497-505.
- Rayner, R., W. 1972. Micología, historia y biología de la roya del cafeto. IICA.
- Rozo, Y.; Escobar, C.; Gaitán, Á.; Cristancho, M. 2012. Aggressiveness and Genetic Diversity of *Hemileia vastatrix* During an Epidemic in Colombia. *Journal of Phytopathology* (11-12): 732-740. Disponible en <http://dx.doi.org/10.1111/jph.12024>
- Saccas, A.M.; Charpentier, J. 1971. La rouille des caféiers due à *Hemileia vastatrix* Berk. et Br. IFCC.
- Salgado, B.G.; Macedo, R.L.G.; Carvalho, V.L.d.; Salgado, M.; Venturin, N. 2007. Progress of rust and coffee plant cercosporiose mixed with grevilea, with ingazeiro and in the full sunshine in Lavras-MG. *Ciência e Agrotecnologia* (4): 1067-1074.
- Santacreo, R.; Planco, E.; Oseguera, V., SH. 1983. Período de incubación y generación de *Hemileia vastatrix*/Berk et Br. en tres zonas cafeteras de Honduras, Centro América. *In SIMPOSIO Latinoamericano sobre Caficultura*, 6. Panamá (Panamá), Noviembre 24-25, 1983.. 1983. p.
- Schroth, G.; Krauss, U.; Gasparotto, L.; Aguilar, J.D.; Vohland, K. 2000. Pests and diseases in agroforestry systems of the humid tropics. *Agroforestry Systems* (3): 199-241.
- Schuppener, H.; Harr, J.; Sequeira, F.; Gonzales, A. 1977. First occurrence of the coffee leafrust *Hemiteia vastatrix* in Nicaragua, 1976, and its control. *Café, Cacao, Thé* (3): 197-201.
- Silva, A., R. 1994. Intensidad de la roya (*Hemileia vastatrix* Berk. y Br.) en cafetos con diferentes niveles de producción controlada en Venezuela. *Café, cacao, thé (Paris)* (1): p. 19-24. Disponible en <http://www.refdoc.fr/Detailnotice?idarticle=16905927>

- Silva, E.A.; DaMatta, F.M.; Ducatti, C.; Regazzi, A.J.; Barros, R.S. 2004. Seasonal changes in vegetative growth and photosynthesis of Arabica coffee trees. *Field Crops Research* (2): 349-357.
- Soto-Pinto, L.; Perfecto, I.; Caballero-Nieto, J. 2002. Shade over coffee: its effects on berry borer, leaf rust and spontaneous herbs in Chiapas, Mexico. *Agroforestry Systems* (1): 37-45.
- Staver, C.; Guharay, F.; Monterroso, D.; Muschler, R. 2001. Designing pest-suppressive multistrata perennial crop systems: shade-grown coffee in Central America. *Agroforestry Systems* (2): 151-170.
- Vandermeer, J.; Perfecto, I.; Liere, H. 2009. Evidence for hyperparasitism of coffee rust (*Hemileia vastatrix*) by the entomogenous fungus, *Lecanicillium lecanii*, through a complex ecological web. *Plant Pathology* (4): 636-641.
- Vis, M. 1986. Interception, drop size distributions and rainfall kinetic energy in four Colombian forest ecosystems. *Earth Surface Processes and Landforms* (6): 591-603.
- Waller, J. 1972. Coffee rust in Latin America. *PANS Pest Articles & News Summaries* (4): 402-408.
- Zadoks, J.C.; Schein, R.D. 1979. Epidemiology and plant disease management. *Epidemiology and plant disease management*.
- Zambolim, L.; Chaves, G.; Do Vale, F.; Pereira, A. 1994. Manejo integrado das doenças do cafeeiro em cultivo adensado. *In SIMPOSIO Internacional sobre café adensado. Londrina (Brasil), 28-31 marco, 1994. Anais.. 1994. p. 151-182.*
- Zuluaga, C.M.; Céspedes, P.B. 2009. Generalidades de los uredinales (Fungi: Basidiomycota) y de sus relaciones filogenéticas Fundamentals Of Rust Fungi (Fungi: Basidiomycota) And Their Phylogentic Relationships. *Acta biol. colomb* (1): 41-56.

Artículo I. Efecto de la sombra y el manejo agronómico del café sobre la incidencia, severidad y cantidad de inóculo de *Hemileia vastatrix*

Resumen

La sombra afecta el desarrollo de las plagas y enfermedades, aunque estos efectos no son siempre muy claros. Este es el caso con la roya anaranjada, para la cual se han mencionado efectos opuestos de la sombra, lo que conduce a un balance incierto.

Con el fin de esclarecer el efecto de la sombra sobre los procesos del ciclo de vida de la roya (procesos preinfecciosos, colonización, y esporulación), se estudiaron tres niveles de sombra (*Chloroleucon eurycyclum* + *Erythrina poeppigiana*; *Erythrina poeppigiana* y *pleno sol*), combinados parcialmente con tres intensidades de manejo agronómico (convencional con fungicida y sin fungicida, y orgánico) en un diseño con tres bloques. El ensayo se estableció en Turrialba, Costa Rica a 600 msnm en el experimento de larga duración establecido por el CATIE en 2000, donde se comparan diversos sistemas agroforestales. En seis plantas de cada uno de los tratamientos estudiados se evaluó la incidencia, severidad, cantidad de inóculo, área bajo la curva de progreso de la enfermedad, porcentaje de micoparasitismo, crecimiento, defoliación y carga fructífera del hospedero, por un periodo de 12 meses.

Ante una igual carga fructífera, la sombra favorece la roya posiblemente por condiciones de microclima favorables. La sombra densa presenta mayor intensidad de roya que el pleno sol con incidencias máximas de 94.5% y 74.8%; severidades máximas de 3.6% y 1.92%, cantidades máximas de inóculo de 296 181 y 118 703 esporas por rama respectivamente. La sombra media con manejo orgánico tiene menor intensidad de epidemia que sombra densa, con incidencias máximas de 72.0% y 82.5%, severidades máximas de 1.2% y 3.6%, cantidades máximas de inóculo de 100 444 y 124 256 esporas por rama respectivamente. La sombra densa favorece más la actividad reguladora de *Lecanicillium lecanii* sobre roya que una sombra media con parasitismo de 8.9% y 4.6% respectivamente, ante un manejo orgánico. La sombra media lo favorece más que pleno sol con 8.3% y 4.3% de parasitismo respectivamente, con manejo convencional sin fungicidas. Este efecto es más evidente hacia el final de la epidemia. Condiciones microclimáticas propicias y abundancia de roya podrían explicar la abundancia de este regulador natural de la roya hacia el final del año. En condiciones normales de producción, la sombra puede también reducir la intensidad de la epidemia al regular la carga fructífera.

El manejo con fungicidas controla la roya en el primer semestre del año, pero al final de año se invierte la tendencia y es más intensa la epidemia en el manejo convencional que en el manejo orgánico, con incidencias máximas de 94.5% y 82.5%, cantidades máximas de inóculo de 296 185 y 124 259 esporas por rama respectivamente. Al comparar estos mismos manejos con dos fungicidas (cobre + sistémico) y con un fungicida (cobre), observamos que a menor uso de fungicidas se favorece más a *L. lecanii*, con 3.7 y 8.9% de parasitismo respectivamente.

Se concluye que la sombra tiene efectos opuestos sobre la roya. El balance de estos efectos es difícil de establecer, especialmente porque no se conoce si el efecto regulador tardío de *L. lecanii* tiene un impacto sobre la producción.

1. Introducción

La sombra, componente importante de los sistemas agroforestales, puede ser un factor potencial en el control de plagas y enfermedades en el cultivo de café (Schroth *et al.* 2000; Staver *et al.* 2001; Ratnadass *et al.* 2012). La sombra favorece un ambiente adecuado para el hábitat de una gran población de especies, algunas de ellas relacionadas específicamente con el biocontrol de plagas y enfermedades (Schroth *et al.* 2000). En estos sistemas se encuentran organismos que crean diversos efectos, de los más estudiados: *Beauveria bassiana*, hormigas que controlan a *Hypothenemus hampei* (Roper y Armbrrecht 2005; Moreno *et al.* 2010) y *Lecanicillium lecanii* que parasita a *Hemileia vastatrix* (Vandermeer *et al.* 2009; Jackson *et al.* 2012). La sombra también reduce el desarrollo del derrite del café (*Phoma costarricensis*) y mancha de hierro (*Cercospora coffeicola*) (Muschler 1999; Staver *et al.* 2001; Salgado *et al.* 2005). Esta última enfermedad requiere de temperaturas altas (30°C) para su germinación, y su colonización en las hojas es favorecida cuando la humedad del suelo es baja; el cultivo a pleno sol es el que presenta estas condiciones.

Al mismo tiempo, la sombra puede favorecer el ojo de gallo (*Mycena citricolor*) y roya (*H. vastatrix*) (Staver *et al.* 2001; Avelino *et al.* 2007; López *et al.* 2012), porque incrementa la mojadura de los órganos. Los árboles de sombra pueden ser hospederos alternos, como en el caso de la broca (Bergamin 1944; Bosselmann *et al.* 2009), del mal de hilachas *Corticium koleroga* (Benchimol *et al.* 2001) y el mal rosado causado por *Corticium salmonicolor* y otras plantas (Roux y Coetzee 2005).

La sombra en plantaciones de café usualmente no tiene efectos tan claros sobre plagas y enfermedades, como es el caso de roya anaranjada. Unos autores indican que incrementa la enfermedad (Staver *et al.* 2001; López *et al.* 2012); otros que la reduce (Schroth *et al.* 2000; Soto-Pinto *et al.* 2002). Mientras tanto, otros indican que la aumenta o que no hay efecto, según el tipo de sombra (Salgado *et al.* 2007); otros que la incrementa o que la reduce dependiendo de la carga fructífera (Zambolim *et al.* 1992; Silva 1994; Avelino *et al.* 2004; Avelino *et al.* 2006; López *et al.* 2012).

Estas controversias pueden explicarse por la complejidad de los efectos de la sombra y por la existencia de los efectos opuestos. La sombra puede afectar diferentes procesos del ciclo de vida de roya en forma opuesta a través de una vía de acción: la sombra intercepta la radiación solar, lo que favorece la germinación de la uredospora, pero desfavorece la receptividad de la hoja en el proceso de penetración. También puede afectar en forma opuesta un mismo proceso a través de diferentes vías de acción: evita temperaturas extremas y consecuentemente favorece la penetración, la misma que es desfavorecida a través del efecto regulador de la sombra sobre la carga fructífera (Avelino y Rivas 2013).

Este trabajo tuvo como objetivo el esclarecer el efecto de la sombra sobre los procesos del ciclo de vida de roya anaranjada, entre ellos: procesos preinfecciosos relacionados con la incidencia, la colonización con severidad, la esporulación que se caracteriza por el inóculo presente sobre lesiones infectadas. Se sacará el balance de esos efectos, para deducir el efecto de la sombra sobre la enfermedad, considerando la existencia de posibles efectos opuestos. Se esclarecerán también los efectos de diferentes tipos de sombra

combinados con diferentes condiciones de manejo agronómico que reflejan la realidad del cultivo en Centroamérica

2. Materiales y métodos

2.1. Descripción del área de estudio

El presente estudio inició en agosto del 2013 (época de lluvia) y concluyó en julio del 2014. El trabajo de campo se realizó en el ensayo de sistemas agroforestales con café, a largo plazo, de la finca CATIE, que tiene más de 13 años, y en el laboratorio de Fitopatología de la Universidad de Costa Rica (UCR), sede del Atlántico en Turrialba.

El ensayo se ubica entre las coordenadas de 9°53'44'' latitud norte; 83°40'7'' longitud oeste, con una elevación de 600 msnm. En los últimos 10 años³ se tuvieron promedios de temperatura de 22.4°C, humedad relativa 90,6% y la radiación solar de 16.6 MJ/m², precipitación de 2928 mm/año. Esta variable cada año ha descendido significativamente: en el 2002 cayeron 3527 mm, 2012 con 2639 mm y en el 2013 con 1945 mm/año; el 2012 fue uno de los más irregulares. Los suelos se caracterizan como aluviales mixtos, con texturas entre franco y franco-arcilloso (Virginio Filho *et al.* 2002).

El área total del ensayo es de aproximadamente 9.2 hectáreas. Fue establecido en el año 2000 con café arábica variedad Caturra, con distancias de 2.0 m entre hileras y 1.0 m entre planta, con una densidad de 5000 plantas/ha. Las especies de sombra estudiadas en este ensayo son: el poró (*Erythrina poeppigiana*), amarillón (*Terminalia amazonia*) y cashá (*Abarema idiopoda/Chloroleucon eurycyclum*). La mezcla de estas especies da origen a seis tipos de sombras, en contraste con pleno sol, las cuales son combinadas con cuatro niveles de manejo. Lo anterior genera 20 tratamientos en estudio, dispuestos en tres repeticiones (bloques) (Virginio Filho *et al.* 2002; Hagggar *et al.* 2011).

2.2. Factores en estudio

Los factores estudiados están conformados por tres niveles de sombra y tres intensidades de manejo agronómico. La sombra está compuesta por: **a)** sombra densa (SD, poró y cashá), **b)** sombra media (SM, poró) y **c)** sin sombra (SS) a pleno sol (Cuadro 2). En el factor manejo agronómico se emplearon tres niveles: 1) el manejo medio convencional con fungicida (MCF), 2) manejo medio convencional sin fungicida (MCSF) y 3) manejo orgánico intensivo (MO), (cuadro 2). La combinación de estos niveles genera seis tratamientos que fueron dispuestos en un diseño de bloques completos al azar (DBCA) en tres bloques (Cuadro 2). Cuatro tratamientos se instalaron en la estructura experimental del ensayo grande, y dos tratamientos sin fungicida (SMMCSF y SSMCSF), se establecieron en los bordes.

³ Fuente: Salas, A., 2013. Estación meteorológica de CATIE.

Cuadro 2. Combinación de niveles de sombra con la intensidad del manejo agronómico

Nivel de sombra	Manejo agronómico	Combinación factorial
Sombra densa (SD) (<i>C. eurycyclum</i> y <i>E. poeppigiana</i>)	Moderado convencional con fungicida (MCF) Orgánico intensivo (MO)	SD_MCF SD_MO
Sombra media (SM) (<i>E. poeppigiana</i>)	Moderado convencional sin fungicidas (MCSF) Orgánico intensivo (MO)	SM_MCSF SM_MO
Sin sombra (SS) (pleno sol)	Moderado convencional con fungicida (MCF) Moderado convencional sin fungicidas (MCSF)	SS_MCF SS_MCSF




2.3. Característica de la sombra y del manejo agronómico

La sombra densa está conformada por la especie cashá (*C. eurycyclum*) en combinación con el poró (*E. poeppigiana*). El cashá es una leguminosa, tiene copa alta abierta. La altura hasta la intersección de la copa varía entre 13 y 15 m, su altura total de 22 a 24 metros y la densidad es de 78 árboles por hectárea. Los árboles de poró también son leguminosas y producen gran cantidad de biomasa. Su densidad es de 164 árboles/ha. La cobertura de sombra medida con el densiómetro esférico (Lemmon 1956) proyecta de 30 a 65% (los valores mínimos en febrero y marzo, los máximos en octubre noviembre). La sombra media está compuesta por poró, tiene una densidad de 278 árboles/ha. La cobertura de sombra varía de 15 a 36% (las mínimas en diciembre y junio, las máximas en octubre y noviembre). En los dos tipos de sombra, al poró se le aplican podas reguladas a 4.5 m de altura en diciembre y junio.

En el manejo medio convencional, se aplicó fertilizantes sintéticos fórmula completa (18-5-15) 500 kg/ha más 180 kg/ha de fertilizante nitrogenado. El control de malezas se hizo mediante un manejo selectivo con prácticas manuales y herbicidas en las calles. Para el control de enfermedades, especialmente roya anaranjada, se utilizó un producto a base de cobre en dosis de 1.0 kg/ha, combinado con un producto sistémico (ciproconazol 10% WG) en dosis de 0.4 litros/ha. En el 2013 se aplicó cobre en marzo y abril, y ciproconazol en junio; y en el 2014 se aplicó cobre en marzo, y ciproconazol en enero y junio. Para el manejo convencional sin fungicida se aplicaron las prácticas mencionadas, menos el control de roya con fungicida. En el manejo orgánico intensivo, como fertilización se aplicó gallinaza (10 ton/ha) más KMAG (100 kg/ha), y biofermentos vía foliar. Las chapas fueron selectivas. El control de roya se realizó con caldo bordelés (cobre metálico 20% Calcio 10%) en dosis de 1.5 kg/ha, y las aplicaciones se realizaron en febrero, abril y junio en el 2013; y en enero, abril, marzo y junio en el 2014. El volumen de aplicación empleado para todos los fungicidas fue de 400 l de agua/ha. (Cuadro 3).

Cuadro 3. Aplicaciones de fungicidas para el control de roya según el nivel de manejo

Niveles de Manejo	2013						2014					
	ene	feb	mar	abr	may	jun	ene	feb	mar	abr	may	jun
Medio convencional con fungicida (MCF)			*	*		☒	☒		*			☒
Medio convencional sin fungicida (MCSF)	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---	---
Orgánico intensivo (MO)		○		○		○	○		○	○		○

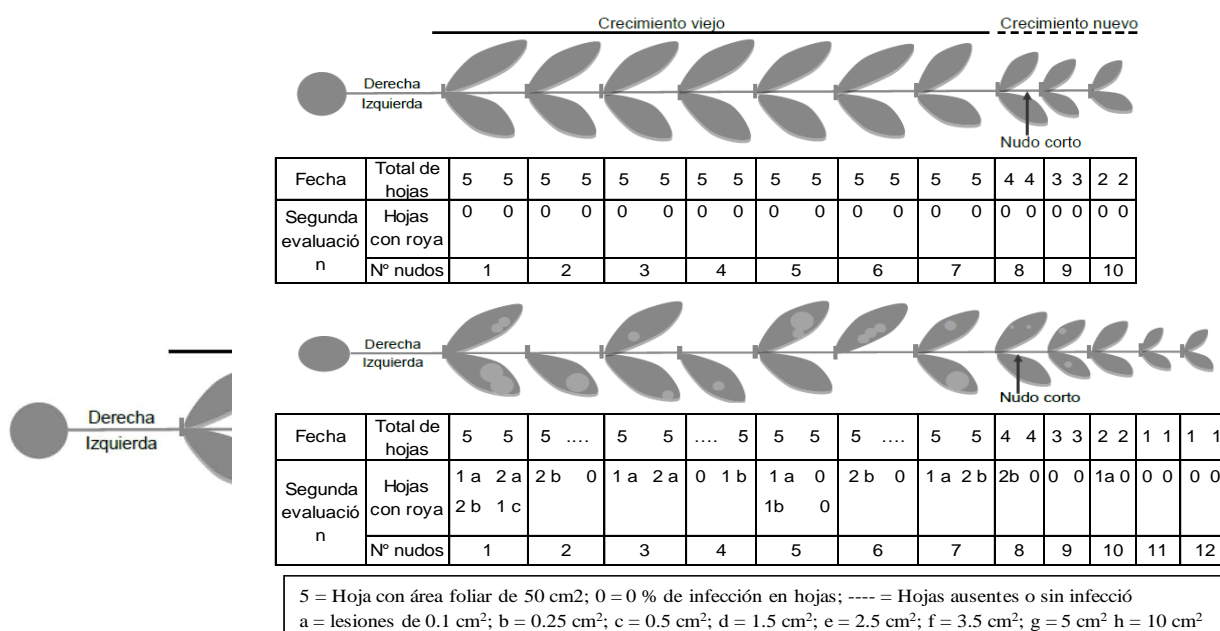
 Fungicida a base de Cobre
 Fungicida sistémico (ciproconazol)
 Caldo bordelés
 --- Sin fungicida

3. Metodologías empleadas para las evaluaciones de campo y laboratorio

3.1. Evaluación del comportamiento de la epidemia y el crecimiento del hospedero y su carga fructífera

Al inicio del ensayo (agosto del 2013), en cada parcela útil, cuya área es 432 m², compuesta de 9 surcos por 24 puntos de plantas, se seleccionaron seis plantas con buena vigorosidad, de dos tallos por punto como mínimo. En la primera semana de enero del 2014, se hizo otra selección de 6 nuevas plantas, ante el inicio de un nuevo periodo productivo. En cada planta se seleccionaron tres ramas: parte baja, media y alta, las mismas que fueron codificadas para seguir la secuencia de las mediciones. En total se evaluaron 108 ramas por tratamiento en ambos periodos.

Para evaluar la incidencia, se utilizó la metodología propuesta por Kushalappa (1981). Esta permite estimar el crecimiento de la enfermedad, pérdidas de hojas enfermas o sanas, crecimiento de hojas y área foliar, ya que cada hoja de las ramas marcadas está identificada y su evolución a través del tiempo registrada. La enfermedad también se evaluó a través de la severidad. Para esto, se utilizó la escala de severidad propuesta por Kushalappa y Chaves (1980), ajustada por Allinne (2013)⁴. Esta permite estimar el área foliar (10 a 100 cm²) en cada hoja evaluada, y el porcentaje (0 a 100 %) de su área afectada por roya. Para este fin se emplearon 10 patrones de área foliar (10 - 100 cm²), y ocho para el tamaño de lesiones (0.1 a 10 cm²) (Figura 3).



[Tomado de (López *et al.* 2009) y modificado por el autor]

Figura 3. Método para evaluar el crecimiento de la roya y del café, propuesto por Kushalappa y Chaves (1980), ajustado por Allinne (2013). Los cuadros representan los nudos. En la primera fila, el primer número de cada cuadro representa el área total de la hoja izquierda de ese nudo, el segundo es de la hoja derecha (en decenas de cm²). En la

⁴ Allinne, C., comunicación personal, julio (2013).

segunda fila, las letras indican el tamaño de la lesión por roya, y el número, el número de lesiones de ese tamaño.

Al inicio de las evaluaciones se ubicó el entrenudo corto en cada rama. Las hojas ubicadas entre el tronco y el entrenudo corto se les consideraron como hojas viejas. Las hojas ubicadas entre el entrenudo corto y la extremidad de la rama, se consideraron como hojas jóvenes, de acuerdo con lo reportado por Avelino *et al.* (1991). Las mediciones fueron registradas cada 21 días en formatos de campo, en donde cada bandola contaba con un formato único.

3.2. Evaluación de la cantidad de inóculo presente por rama infectada

En la parcela útil de cada tratamiento, se seleccionaron, cada tres semanas, de forma aleatorizada, seis ramas en seis plantas distintas (dos ramas de la parte alta, dos de la parte media y dos de la parte baja). Se colectaron solo las hojas con infecciones. Estas fueron colocadas en bolsas plásticas debidamente codificadas, y luego llevadas al laboratorio.

Posteriormente, en cada hoja colectada, se señalaron las lesiones esporuladas (con flechas), lesiones con *L. lecanii* (con L) lesiones sin esporular. Todas las hojas fueron fotografiadas con el uso de una cámara a una misma altura, en un ambiente con ausencia de luz intensa.

Se realizó la estimación del área total de hojas, lesiones de roya y áreas con micoparasitismo. Para esto, se empleó el programa Image Tool versión 3.0, desarrollado por Wilcox *et al.* (2002) junto con la universidad de Texas. Este funciona con Windows 7, y mediante el uso de fotografías.

Para estimar la cantidad de inóculo se utilizó la metodología empleada por Granados (2013)⁵. Esta consiste en tomar hojas infectadas en el campo, y en laboratorio mediante un raspado sobre lesiones esporuladas, se recogen las esporas presentes, y luego con el uso de la cámara de Neubauer se cuantifica el número de esporas.

Después de haber fotografiado cada hoja, se hizo el raspado de esporas de roya no parasitadas con capsulas de gelatina. Para su conservación, estas fueron colocadas en microtubos de 2 mililitros y almacenadas a 8°C, con un 50% de humedad relativa. Posteriormente se colocó el inóculo, almacenado en cada cápsula, en microtubos con 1 ml de agua estéril al 2.5% de Twin 20. Esta solución de esporas fue homogeneizada en el ultrasonificador. Luego se hizo el conteo en la cámara de Neubauer, con el uso del microscopio lente 10X. Se consideró la lectura de cinco cuadros (4 extremos y 1 central), repitiendo tres conteos por muestra (se consideró el promedio de las tres lecturas). Para determinar la cantidad de inóculo por rama se empleó la siguiente fórmula:

$$\text{Cantidad de esporas} = \frac{\text{total esporas contada}}{\text{Nº de cuadros}} \times 10000$$

⁵ Granados, E., comunicación personal (2013)

3.3. Variables estudiadas durante el periodo 2013 – 2014

3.3.1. Variables del comportamiento de la epidemia, crecimiento y defoliación del hospedero

Para ambos periodos se calcularon dos descriptores cuantitativos para la epidemia de la roya, para las infecciones de hojas (incidencia) y de área foliar (severidad) (Cuadro 4) y tres descriptores para el hospedero (Cuadro 5).

Cuadro 4. Variables consideradas en el comportamiento de la epidemia de la roya

- Porcentaje de infección instantánea de hojas y áreas El porcentaje de infección instantánea (PII) es la relación de hojas con roya (HR) (o área con roya) con el total de hojas (HT) (o área total de las hojas) en cada lectura. Se calculó con la siguiente fórmula: $PII = (HR/HT) \times 100$.
- Área bajo la curva del PIAI de hojas y áreas (AUDPC – AI_h y AUDPC – AI_a) PIAI es el porcentaje acumulado de hojas (o área) enfermas en cada fecha de lectura. El área es la suma de los trapecios constituidos por las diferentes fechas y porcentajes de infección a través del tiempo. Entre dos fechas consecutivas F_{n-1} y F_n , el área de este trapecio: $(F_n - F_{n-1}) \times (PIAI_n + PIAI_{n-1})/2$. Esta se expresa en % .días.

Cuadro 5. Variables consideradas en el comportamiento del crecimiento, defoliación del hospedero y su productividad

- Porcentaje de crecimiento acumulado en hojas y área (PCA_h y PCA_a) El porcentaje de crecimiento acumulado (PCA) es la relación del crecimiento acumulado hasta la última lectura de cada año (AHT) con el número de hojas presentes a la primera lectura (NH1). Se calculó con base en la siguiente fórmula: $PCA = ((AHT - NH1)/NH1) \times 100$.
- Porcentaje de defoliación acumulada “final” en hojas y áreas ($PDAF_h$ y $PDAF_a$) El porcentaje de defoliación acumulada “final” (PDAF) es la relación del acumulado de hojas caídas (AHC) hasta la última lectura de cada año, con el acumulado del total de hojas hasta la última lectura de cada año (AHTF). Se calculó con base en la siguiente fórmula: $PDAF = (AHC/AHTF) \times 100$.
- Nudos productivos por plantas Esta medición se realizó tomando seis plantas de cada tratamiento en la parcela útil. Se contaron todos los nudos productivos.

3.3.2. Descriptores de la cantidad de inóculo presente por rama infectada

Para los dos años se consideraron dos descriptores: la cantidad de inóculo presente sobre hojas por rama infectada y su porcentaje de micoparasitismo.

- Cantidad de inóculo presente por rama infectada

Es la cantidad de esporas presente en las lesiones esporuladas de cada rama infectada en cada evaluación.

- Porcentaje de parasitismo de *Lecanicillium lecanii*.

Es el porcentaje de área con micoparasitismo, dado por *L. lecanii* sobre áreas esporuladas de roya. Para determinar el porcentaje de parasitismo de *L. lecanii*, consideró el área con micoparasitismo en relación con el área total afectada, con base en la siguiente fórmula:

$$\% \text{ Parasitismo} = \frac{\text{Total de área con parasitismo}}{\text{Total de área afectada con roya}} \times 100\%$$

3.4. Métodos estadísticos

El análisis de las variables porcentaje de infección instantánea (PII) en hojas (incidencia) y en área foliar (severidad) y la cantidad de inóculo por rama, se realizó mediante modelos lineales generales y mixtos. Los efectos fijos fueron el factor sombra_manejo, número de evaluaciones en el tiempo y la interacción resultó de ambos factores. Se declaró el bloque y la unidad experimental (UE) (nueva variable creada con el cruce de bloques y sombra_manejo) como aleatorios para reconocer en el modelo la correlación por el bloque y el tiempo. Se utilizó el modelo de correlación autoregresivo continuo de orden uno, en donde el factor número de evaluaciones fue la variable que indicó el orden de las observaciones, y el bloque con la UE se utilizaron como criterio de agrupamiento. La variable número de nudos fructíferos fue utilizada como covariable en los modelos; sin embargo, no mostró efectos significativos. El modelo empleado fue el siguiente:

$$Y_{ij} = \mu + SM_i + T_j + SM:T_{ij} + B_k + \text{error de la parcela principal} \\ (\text{bloque} * \text{tratamiento}) + C_{ijk}$$

Donde:

Y_{ij} : Es la variable de respuesta de población

μ : Es la media general

SM_i : Es el efecto del i-ésimo tratamiento

T_j : Es el efecto del j-ésimo tiempo

$SM:T_{ij}$: Es el efecto de la interacción de sombra_manejo y tiempo

B_k : Es el efecto del k-ésimo bloque

C_{ijk} : Es el término de error aleatorio, independiente, y supuestamente distribuido normal con media cero y varianza constante

Para las variables con promedios anuales, Área bajo la curva de progreso de la enfermedad acumulado instantáneo (AUDPC-AI); los descriptores del hospedero: porcentaje de crecimiento acumulado (PCA), porcentaje de defoliación acumulada final (PDAF), porcentaje de micoparasitismo y nudos productivos por planta, se analizaron con modelos lineales generales y mixtos. Se declaró como efectos fijos la sombra_manejo y el año, y la interacción y el bloque como aleatorios. Solo para el caso de la variable nudos productivos por planta se realizó prueba LSD Fisher $\alpha = 0.05$

Se evaluaron los supuestos de los modelos mediante gráficos qq-plot (normalidad) y gráficos de los residuos en función de los predichos para la homogeneidad de varianza. Como las variables cantidad de esporas por rama, nudos productivos y crecimiento de hojas y área foliar, mostraron problemas de varianza se ajustaron modelos heterocedásticos y se compararon con los modelos homocedásticos utilizando los criterios de información

de Akaike (AIC), Bayesiano (BIC) (Di Rienzo *et al.* 2008) y mediante prueba de hipótesis de los cocientes de verosimilitud.

Para probar las hipótesis sobre los niveles del factor sombra_manejo se realizaron seis pruebas de contrastes con $\alpha=0.05$, comparando diferentes sombras con mismo manejo (para evidenciar el efecto sombra) y diferentes manejos bajo misma sombra (para evidenciar el efecto manejo).

4. Resultados

4.1. Efecto de la carga fructífera en el periodo 2013 y 2014

Se evidenció una interacción entre los tratamientos y el año de muestreo para los nudos productivos por planta (Anexo 2).

Se observó que la carga fructífera del periodo 2013 fue menor comparada al 2014. Las medias máximas en ambos periodos fueron de 201 (SMMCSF) y 914 (SSMCF) nudos productivos por planta respectivamente. Sin embargo en el 2013 la carga fructífera del tratamiento SMMCSF (201 nudos/planta) fue mayor (significativa al $p<0.05$) a los demás. En el periodo 2014, SSMCF obtiene el mayor valor (914 nudos/planta), aunque igual estadísticamente a los demás tratamientos a excepción de SDMCF (354 nudo/planta) (

Figura 4). Estos eventos permitirán analizar el comportamiento de la epidemia bajo un efecto único de la sombra (periodo 2013) y bajo alta carga fructífera (periodo 2014).

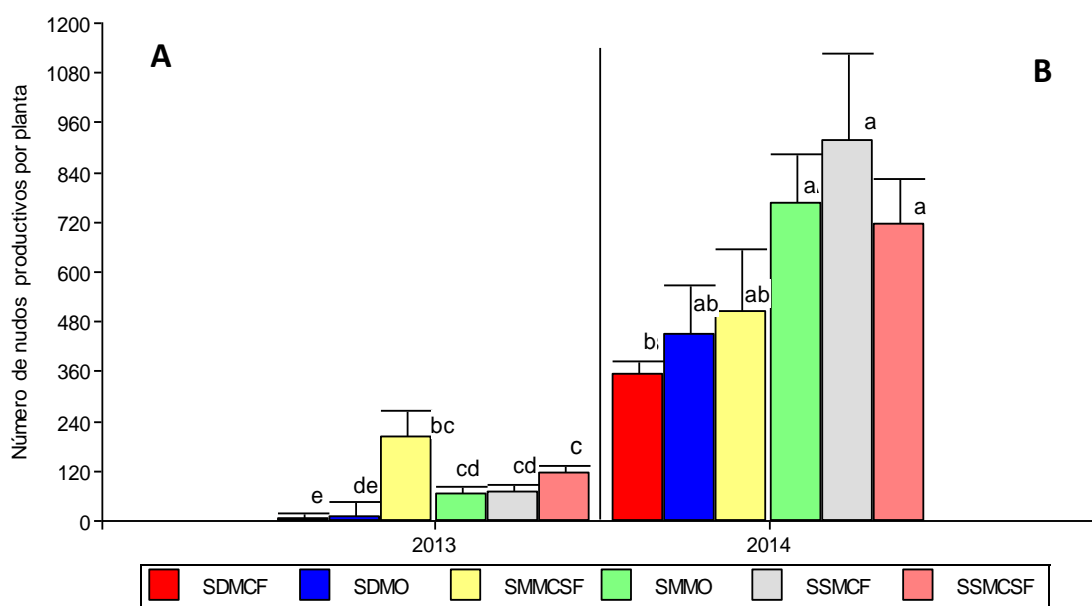


Figura 4. Comportamiento de la carga fructífera en el periodo 2013 (izquierda A) y 2014 (derecha B) expresada en número de nudos productivos por planta. Prueba LSD Fisher $\alpha=0.05$, letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos. SDMCF = sombra densa manejo convencional con fungicida, SDMO = sombra densa manejo orgánico intensivo, SMMCSF = sombra media manejo convencional sin fungicida, SMMO = sombra media orgánico intensivo, SSMCF = sin sombra manejo convencional con fungicidas, SSMCSF = sin sombra manejo convencional sin fungida.

4.1. Efecto de la sombra sobre la epidemia, el crecimiento y defoliación del hospedero en el periodo 2013 y 2014

Se encontró interacción entre los tratamientos y las fechas de observación para Incidencia, severidad y cantidad de inóculo (anexo 1). También se encontraron interacciones entre los tratamientos y el año para el crecimiento del cafeto, defoliación y las áreas bajo la curva de crecimiento de la epidemia (anexo 5).

Al comparar los contrastes con los tipos de sombra sobre el comportamiento de la epidemia, PII, AUDPC-AI en hojas y área, cantidad de inóculo y descriptores del hospedero PCA y PDA en hojas y área foliar, se observa que en sombra densa hubo más roya. En sombra media, con un manejo orgánico, se obtuvo el menor ataque de roya, que fue más frecuentemente significativo en la incidencia (Figura 5, 6 y 7). La mayor epidemia causó un aumento de la defoliación. También se observa que a mayor cobertura de sombra se favorece el micoparasitismo natural de *Lecanicillium lecanii* sobre *H. vastatrix* (significativo al $p < 0.05$) (Cuadro 8 y 9). Se pudo evidenciar que a pleno sol el crecimiento fue mayor en el 2013 (Cuadro 7). Sin embargo en el 2014 los efectos se revierten con una tendencia mayor en pleno sol, lo que podría estar asociado a la mayor carga fructífera ocurrida en ese periodo (figura 4). También podría deberse a la menor defoliación de los tratamientos eficientes en el 2013, lo cual permitió a una mayor conservación de inóculo (ver más en Cuadro 6).

Cuadro 6. Combinación de contrastes para observar efectos de la sombra sobre la epidemia, crecimiento y defoliación del hospedero

Contrastes	Efecto observado
SDMCF vs SSMCF	La intensidad de la roya fue más alta bajo sombra en la época de lluvia del 2013; incidencia: + 20%; cantidad de inóculo: + 177 485 (diferencias máximas significativas) y severidad: + 2.4%. Esta última no fue significativa (figura 5). Lo anterior aumentó la defoliación (PDFA _h): + 33% (Cuadro 7). En pleno sol hubo una tendencia mayor del crecimiento + 21%. En el primer semestre del 2014, la intensidad tiende a ser más alta al sol; AUDPC-AI _h : + 33%.
SDMO vs SMMO	En el periodo 2013, la intensidad de la epidemia fue más intensa en SDMO incidencia: + 10.4%; cantidad de inóculo: + 23 814; severidad: + 2.4% (diferencia máxima significativa). También favorece el efecto antagónico, con mayor porcentaje de micoparasitismo + 94% de <i>L. lecanii</i> sobre <i>H. vastatrix</i> (significativo $p < 0.05$) (Cuadro 8). En el 2014, SDMO es mayor al inicio del semestre; pero luego SMMO terminó con valores superior (Figura 6).
SMMCSF vs SSMCSF	En el 2013, la tendencia es mayor en SMMCSF; incidencia: + 6.2%; igual severidad (no significativas las diferencias máximas) y mayor AUDPC-AI _a : + 18% (significativo $p < 0.05$) (cuadros 8). SMMCSF tiene efecto antagónico al favorecer un mayor porcentaje de parasitismo + 93% (significativo $p < 0.05$). En el 2014, la epidemia es mayor en SMMCSF incidencia: + 16.3% (significativo $p < 0.05$); y una tendencia mayor en severidad + 1.9% (Figura 7). Aunque a sol hubo mayor crecimiento (PCA _h) + 96% (significativo $p < 0.05$) (Cuadro 9)

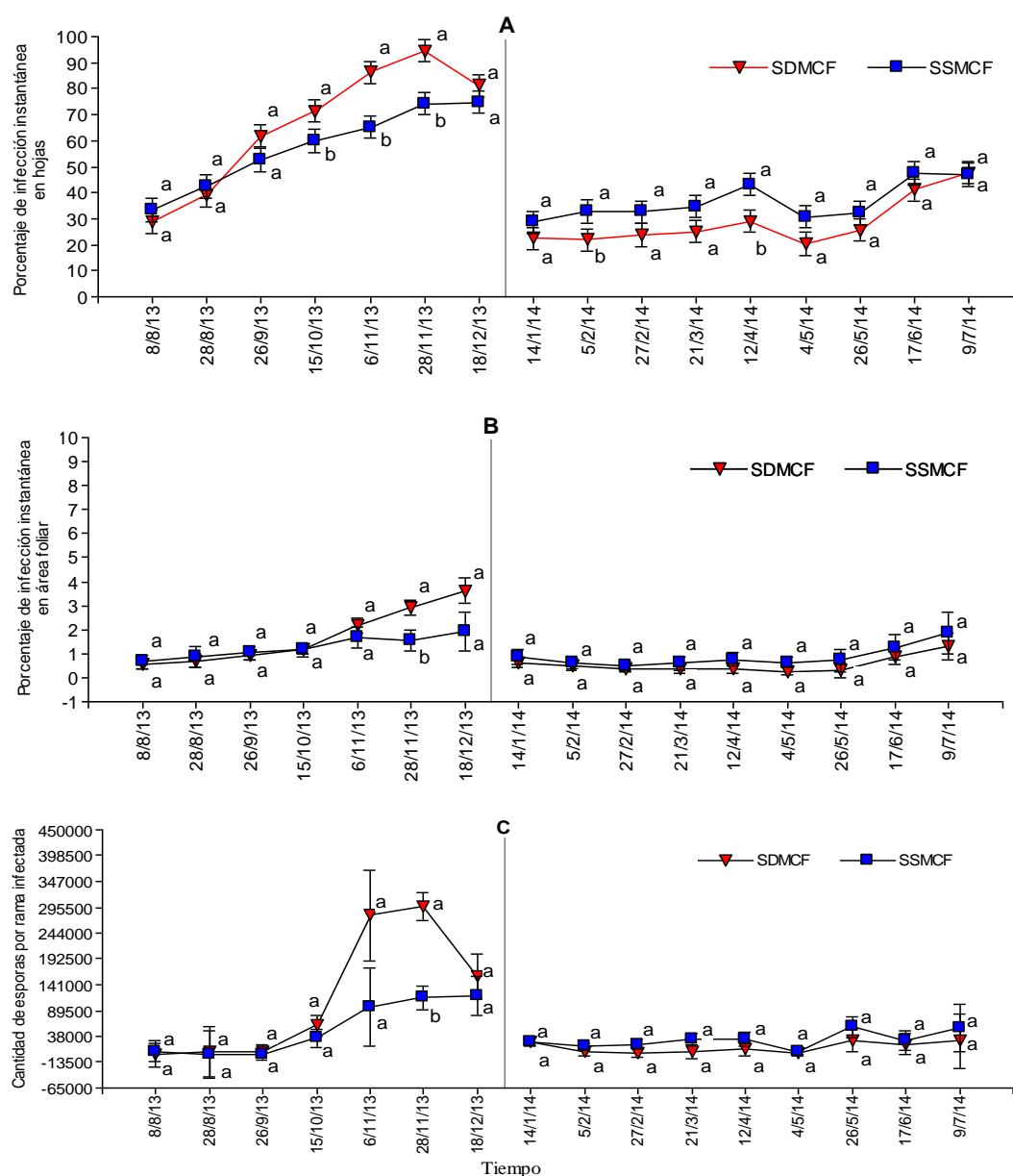


Figura 5. Curvas de comportamiento de la roya en el periodo 2013 (izquierda) y 2014 (derecha) expresada en porcentajes de infección instantánea (PII) en hojas (A) y área foliar afectada (B). Y cantidad de inóculo por rama infectada (C), según la intensidad de sombra. Pruebas de contrastes $\leq \alpha=0.05$, letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos. (SDMCF) = Sombra densa con fungicida, (SSMCF) = Sin sombra manejo convencional con fungicida

Cuadro 7. AUDPC-AI, PCA, PDAF y parasitismo, según la intensidad de sombra

Año	Sombra_Manejo	Hojas			Área foliar			Parasitismo <i>L. lecanii</i> (%)
		AUDPC-AI _h	PCA _h	PDAF _h	AUDPC-AI _a	PCA _a	PDAF _a	
2013	SDMCF	8862 a	62.5 a	73.0 a	193 a	89.3 a	76.5 a	3.7 a
	SSMCF	8188 a	65.7 a	54.8 b	214 a	75.1 a	59.2 b	1.7 a
2014	SDMCF	6044 b	194.2 a	28.1 b	140 a	380.4 a	25.2 b	2.7 a
	SSMCF	8020 a	130.0 b	42.4 a	230 a	200.1 b	41.6 a	3.7 a

Prueba de contrastes ≤ 0.05 . Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos en cada año (columnas). (AUDPC – AI) = Área bajo la curva de progreso de la enfermedad acumulado instantáneo PCA = porcentaje de crecimiento acumulado, PDAF = porcentaje de defoliación acumulada final.

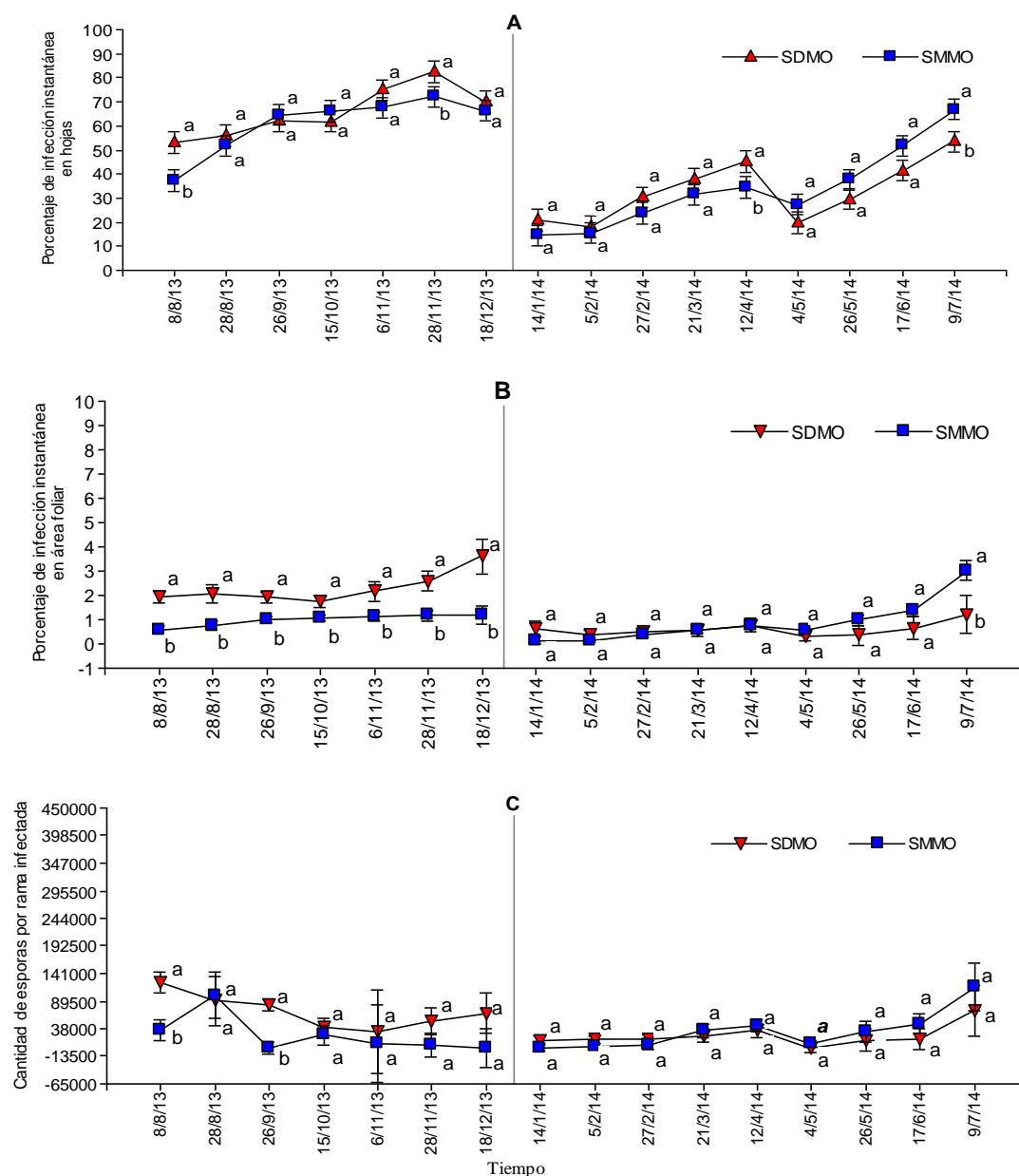


Figura 6. Curvas de comportamiento de la roya en el periodo 2013 (izquierda) y 2014 (derecha) expresada en porcentajes de infección instantánea (PII) en hojas (A) y área foliar afectada (B), y cantidad de inóculo por rama infectada (C), según la intensidad de sombra. Pruebas de contrastes $\leq \alpha=0.05$, letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos. (SDMO) = Sombra densa manejo orgánico, (SMMO) = sombra media manejo orgánico

Cuadro 8. AUDPC-AI, PCA, PDAF y parasitismo, según la intensidad de sombra

Año	Sombra_Manejo	Hojas			Área foliar			Parasitismo <i>L. lecanii</i> (%)
		AUDPC-AI _h	PCA _h	PDAF _h	AUDPC-AI _a	PCA _a	PDAF _a	
2013	SDMO	10134 a	84.5 a	72.4 a	388 a	97.6 a	76.1 a	8.9 a
	SMMO	8893 a	58.6 b	59.1 b	156 b	62.6 b	65.5 a	4.6 b
2014	SDMO	6888 a	181.2 a	29.8 a	152 a	342.1 a	24.7 a	5.5 a
	SMMO	7442 a	123.5 b	33.8 a	195 a	220.4 b	33.0 a	4.7 a

Prueba de contrastes ≤ 0.05 . Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos en cada año (columnas). (AUDPC - AI) = Área bajo la curva de progreso de la enfermedad acumulado instantáneo, PCA = porcentaje de crecimiento acumulado, PDAF = porcentaje de defoliación acumulada final.

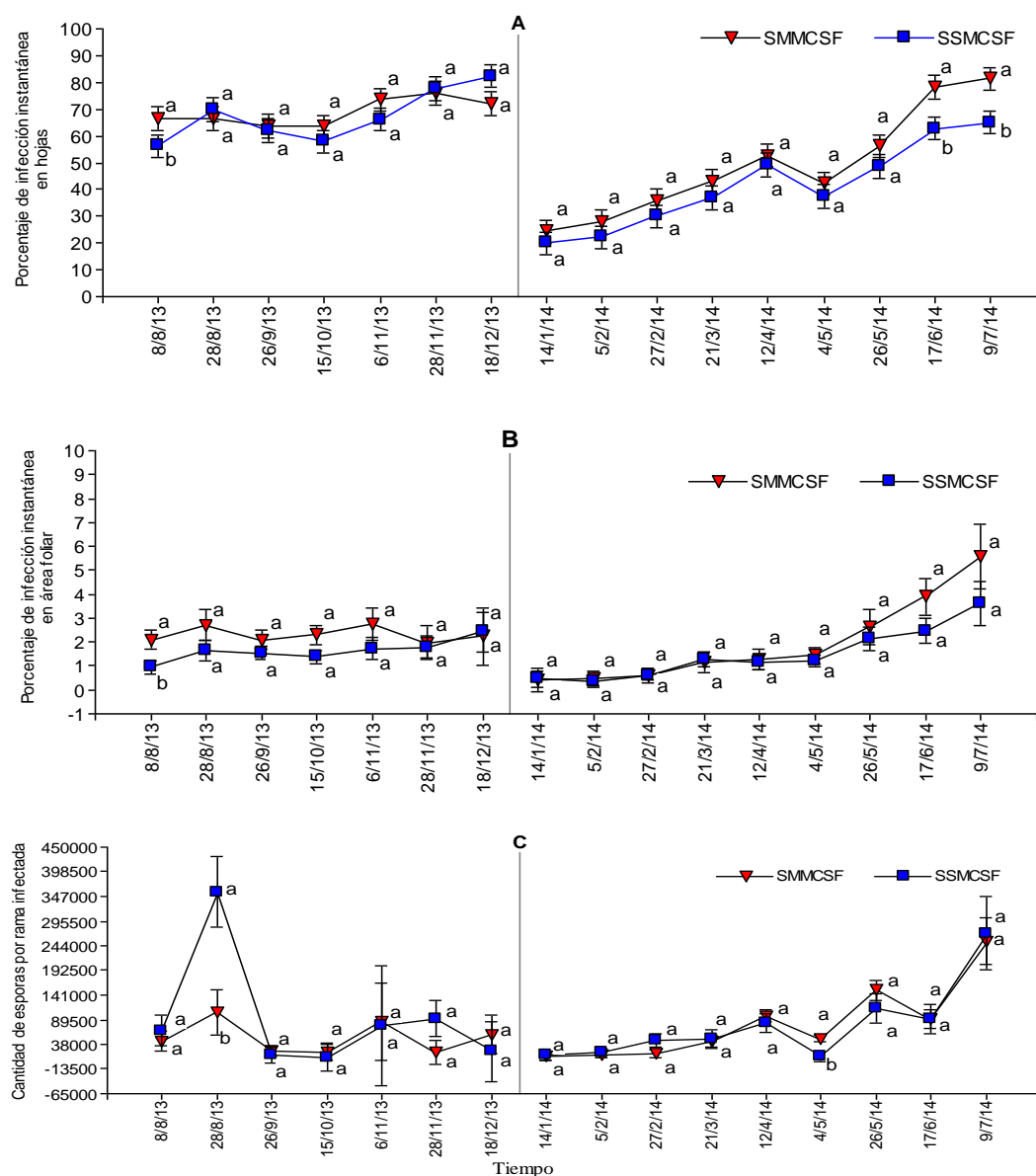


Figura 7. Curvas de comportamiento de la roya en el periodo 2013 (izquierda) y 2014 (derecha) expresada en porcentajes de infección instantánea (PII) en hojas (A) y área foliar afectada (B), y cantidad de inóculo por rama infectada (C), según la intensidad de sombra. Pruebas de contrastes $\leq \alpha=0.05$, letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos. (SMMCSF) = Sombra media manejo convencional sin fungicida, (SSMCSF) = sin sombra manejo convencional sin fungicida.

Cuadro 9. AUDPC-AI, PCA, PDAF y parasitismo según la intensidad de sombra

Año	Sombra_Manejo	Hojas			Área foliar			Parasitismo <i>L. lecanii</i> (%)
		AUDPC-AI _h	PCA _h	PDAF _h	AUDPC-AI _a	PCA _a	PDAF _a	
2013	SMMCSF	10617 a	58.0 a	79.7 a	448 a	72.4 a	80.9 a	8.3 a
	SSMCSF	10215 a	61.2 a	78.7 a	261 b	68.4 a	82.4 a	4.3 b
2014	SMMCSF	9935 a	126.9 a	66.5 a	372 a	191.4 b	65.9 a	3.8 a
	SSMCSF	8431 b	203.8 a	57.2 a	321 a	388.8 a	56.8 a	2.5 a

Prueba de contrastes ≤ 0.05 . Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos en cada año (columnas). (AUDPC - AI) = Área bajo la curva de progreso de la enfermedad acumulado instantáneo, PCA = porcentaje de crecimiento acumulado, PDAF = porcentaje de defoliación acumulada final.

4.2. Efecto del manejo sobre la epidemia, crecimiento y defoliación del hospedero en el periodo 2013 y 2014

Al comparar la intensidad del manejo agronómico, sobre los descriptores de la epidemia, expresado en PII, AUDPC-AI, cantidad de inóculo, y variables del hospedero PCA y PDA en hojas y área foliar (Figuras 8, 9 y 10), se observa que el manejo con mayor fungicida (SDMCF y SSMCF) tiene buen control al inicio del año, pero su efecto desaparece en la segunda parte del año, cuando ya no se aplica. En cambio los manejos orgánicos y los manejos sin fungida tienen niveles de roya más altos al inicio pero la tendencia se revierte a mediados y final de la epidemia. El *Lecanicillium lecanii* es inhibido por las aplicaciones intensivas de fungicidas, y al contrario favorecido en los manejos orgánicos y sin fungicidas, especialmente bajo sombra densa (significativo $p < 0.05$). La mayor diferencia de severidad es más notable en los manejos medios convencional sin fungicidas en sombra media (significativo $p < 0.05$) (ver más en Cuadro 10).

Cuadro 10. Combinación de contrastes y efectos del manejo sobre la epidemia, crecimiento y defoliación del hospedero

Contrastes	Efecto observado
SDMCF vs SDMO	En el periodo del 2013, hay dos tendencia: al inicio hay una mayor intensidad de roya en el SDMO; Incidencia: + 24%; cantidad de inóculo: 122 881 (Figura 8). Pero al final la intensidad de la roya es superior en el manejo SDMCF; incidencia: + 12.1%; cantidad de inóculo: + 171.926 (diferencias máximas significativas) (Figura 8). Este comportamiento se debió al efecto de micoparasitismo <i>L. lecanii</i> sobre <i>H. vastatrix</i> , favorecido por el manejo SDMO con + 141% (Cuadro 11). En el 2014, la epidemia fue similar entre los dos manejos.
SMMCSF vs SMMO	En ambos periodos 2013 y 2014 (Figura 9), la intensidad de la epidemia fue mayor en el manejo MCSF. En el 2013 incidencia: + 4.1% (no significativo); severidad: 1.7%; AUDPC-AI _h : +14% (significativo $p < 0.05$); a pesar que el micoparasitismo fue + 80%. En el 2014 incidencia: + 14.1%; severidad: 2.5%; cantidad de inóculo: + 136.666; y AUDPC-AI _h : +13% (diferencias máximas significativas). Esto causó una mayor defoliación (DAF _h) en ambos periodos: + 35 y 97% respectivamente (significativo $p < 0.05$) (Cuadro 12).
SSMCSF vs SSMCF	En ambos periodos 2013 y 2014, la intensidad de la epidemia fue mayor en el manejo SSMCSF, especialmente de mayo a agosto (significativo $p < 0.05$). En el 2013 no hay diferencias después de agosto; aunque sí en AUDPC-AI _h : + 25% (Figura 10). Este manejo favoreció el micoparasitismo con + 153%. En el 2014, SSMCF inicio con una epidemia precoz; pero SMMCSF termina con mayor incidencia: + 16.3%; y cantidad de inóculo: + 213111 (diferencias máximas significativas). En ambos periodos en SMMCSF se aumentó la defoliación (DAF _h) + 45 y 33% respectivamente (Cuadro 13).

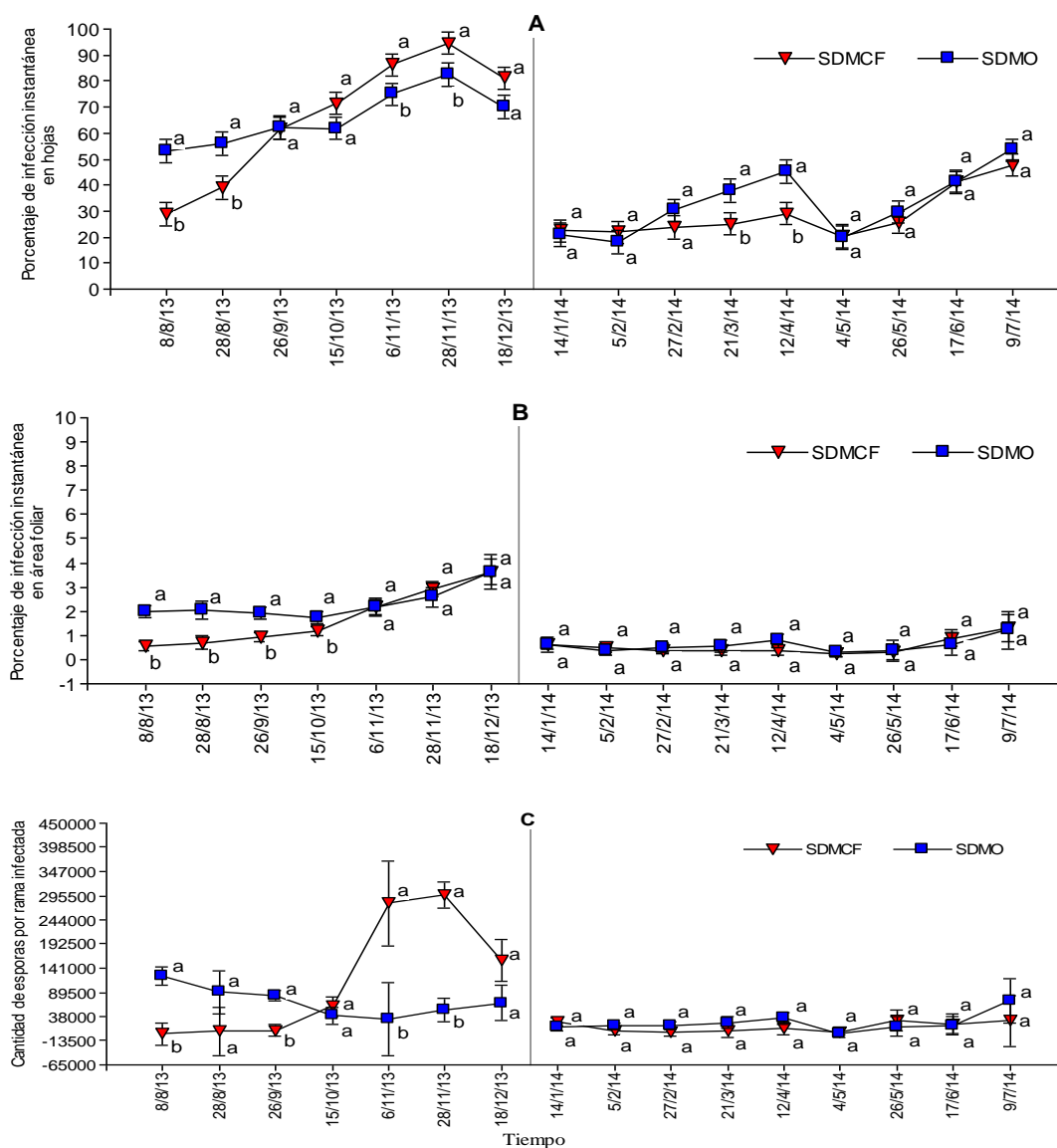


Figura 8. Curvas de comportamiento de la roya en el periodo 2013 (izquierda) y 2014 (derecha) expresada en porcentajes de infección instantánea (PII) en hojas (A) y área foliar afectada (B), y cantidad de inóculo por rama infectada (C), según la intensidad del manejo. Pruebas de contrastes $\leq \alpha=0.05$, letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos. (SDMCF) = Sombra densa manejo convencional con fungicida, (SDMO) = Sombra densa manejo orgánico

Cuadro 11. AUDPC-AI, PCA, PDAF y parasitismo, según la intensidad del manejo

Año	Sombra_Manejo	Hojas			Área foliar			Parasitismo <i>L. lecanii</i> (%)
		AUDPC-AI _h	PCA _h	PDAF _h	AUDPC-AI _a	PCA _a	PDAF _a	
2013	SDMCF	8862 a	62.5 b	73.0 a	193 a	89.4 a	76.5 a	3.7 b
	SDMO	10134 a	84.5 a	72.4 a	388 a	97.6 a	76.1 a	8.9 a
2014	SDMCF	6044 a	194.2 a	28.2 a	140 a	342.7 a	25.2 a	2.7 a
	SDMO	6888 a	181.2 a	29.8 a	152 a	376.1 a	24.7 a	5.5 a

Prueba contrastes ≤ 0.05 . Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos en cada año (columnas). (AUDPC - AI) = Área bajo la curva de progreso de la enfermedad del acumulado instantáneo, PCA = porcentaje de crecimiento acumulado, PDAF = porcentaje de defoliación acumulada final.

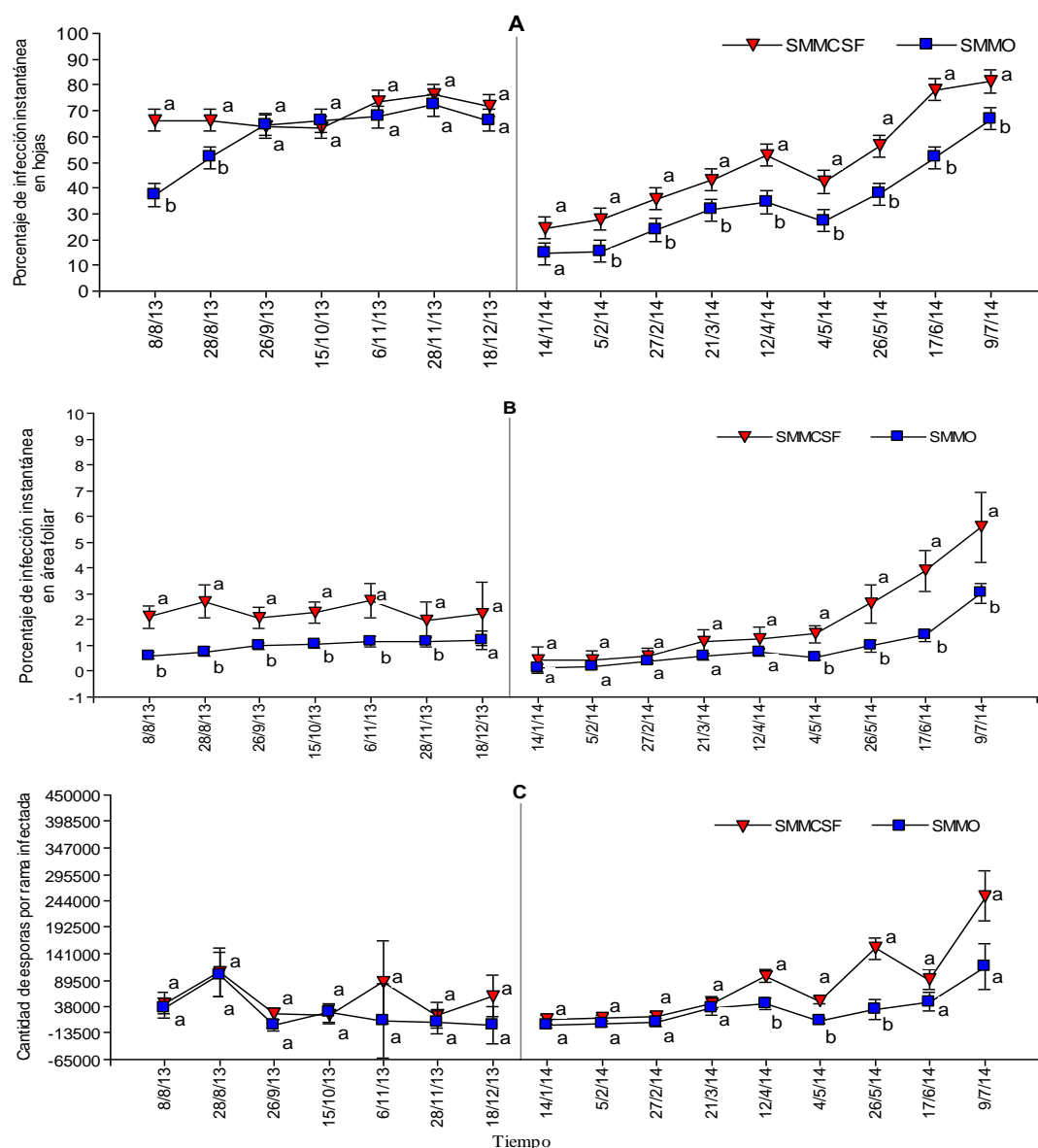


Figura 9. Curvas de comportamiento de la roya en el periodo 2013 (izquierda) y 2014 (derecha) expresada en porcentajes de infección instantánea (PII) en hojas (A) y área foliar afectada (B), y cantidad de inóculo por rama infectada (C), según la intensidad del manejo. Pruebas de contrastes $\leq \alpha=0.05$, letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos. (SMMCSF) = Sombra media manejo convencional sin fungicida, (SMMO) = Sombra media manejo orgánico.

Cuadro 12, AUDPC-AI, PCA, PDAF y parasitismo, según la intensidad del manejo.

Año	Sombra_Manejo	Hojas			Área foliar			Parasitismo <i>L. lecanii</i> (%)
		AUDPC-AI _h	PCA _h	PDAF _h	AUDPC-AI _a	PCA _a	PDAF _a	
2013	SMMCSF	10215 a	58.1 a	79.7 a	448 a	72.5 a	80.9 a	8.3 a
	SMMO	8893 b	58.6 a	59.1 b	156 b	62.6 a	65.5 b	4.6 b
2014	SMMCSF	8431 a	127.0 a	66.5 a	372 a	191.4 a	65.9 a	3.8 a
	SMMO	7442 b	123.5 a	33.8 b	195 b	220.4 a	33.0 b	4.7 a

Prueba de contrastes ≤ 0.05 . Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos en cada año (columnas). (AUDPC - AI) = Área bajo la curva de progreso de la enfermedad del acumulado instantáneo, PCA = porcentaje de crecimiento acumulado, PDAF = porcentaje de defoliación acumulada final.

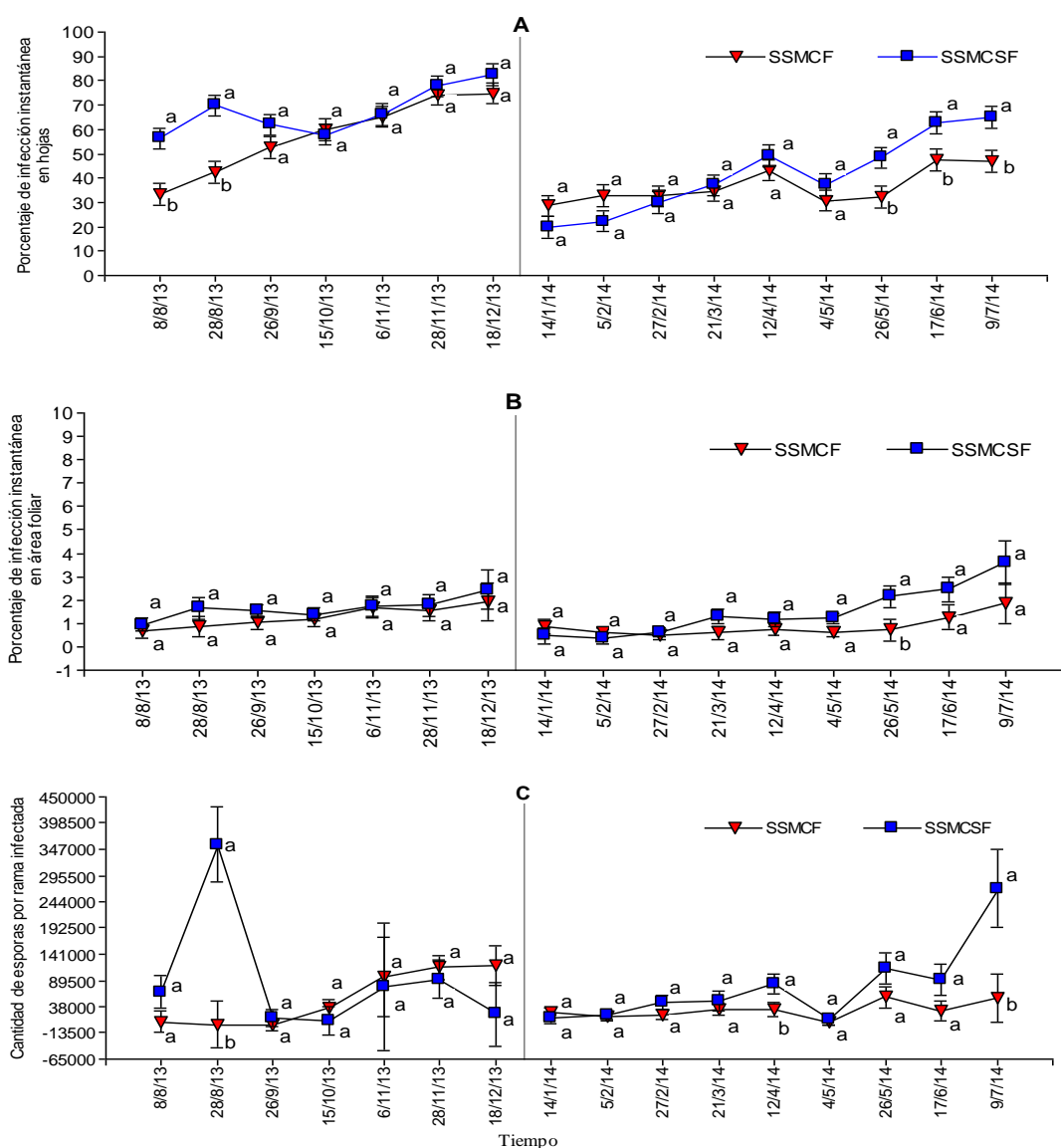


Figura 10. Curvas de comportamiento de la roya en el periodo 2013 (izquierda) y 2014 (derecha) expresada en porcentajes de infección instantánea (PII) en hojas (A) y área foliar afectada (B), y cantidad de inóculo por rama infectada (C), según la intensidad del manejo. Pruebas de contrastes $\leq \alpha=0.05$, letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos. (SSMCF) = Sin sombra manejo convencional con fungicida, (SSMCSF) = Sin sombra manejo convencional sin fungicida.

Cuadro 13. AUDPC-AI, PCA, PDAF y parasitismo, según la intensidad del manejo

Año	Sombra_Manejo	Hojas			Área foliar			Parasitismo <i>L. lecanii</i> (%)
		AUDPC-AI _h	PCA _h	PDAF _h	AUDPC-AI _a	PCA _a	PDAF _a	
2013	SSMCF	8188 B	61.2 a	54.9 b	214 a	75.1 a	59.2 b	1.7 b
	SSMCSF	10215 A	65.7 a	78.7 a	260 a	68.4 a	82.4 a	4.3 a
2014	SSMCF	8020 A	203.8 a	42.5 b	230 a	200.1 a	41.6 b	3.7 a
	SSMCSF	8431 A	130.0 a	57.2 a	320 a	388.8 a	56.8 a	2.5 a

Prueba de contrastes ≤ 0.05 . Letras distintas indican diferencias significativas entre tratamientos en cada año (columnas). (AUDPC - AI) = Área bajo la curva de progreso de la enfermedad del acumulado instantáneo, PCA = porcentaje de crecimiento acumulado, PDAF = porcentaje de defoliación acumulada final.

5. Discusión

5.1. Efecto de la sombra sobre la incidencia, severidad y cantidad de inóculo

En presencia de baja carga fructífera, la cual no induce efecto sobre la epidemia, la sombra densa alcanza la mayor intensidad de roya especialmente cuando se aplica un manejo medio convencional con fungicidas. Este comportamiento es reportado por Staver *et al.* (2001); Avelino *et al.* (2006); López *et al.* (2012), aunque va en contra de lo reportado por (Soto-Pinto *et al.* 2002). Como consecuencia del mayor ataque de roya, los porcentajes de defoliación fueron más elevados bajo sombra, lo que concuerda con lo reportado por López *et al.* (2012).

Hay dos aspectos importantes de analizar sobre la epidemia bajo sombra y pleno sol. En primer lugar, la sombra densa al tener una copa abierta, cobertura de sombra mayor al 40% favorece más la frecuencia de mojadura de la hoja, temperaturas más cercanas a los óptimos para la germinación y humedad relativa más alta, lo cual ya ha sido reportado (López *et al.* 2012). A esto se suma que la sombra reduce la luminosidad, condición que favorece la germinación (Avelino *et al.* 2004); todos estos aspectos microclimáticos posiblemente han favorecido los procesos preinfecciosos, los que se relacionan con la incidencia. En segundo lugar, se ve que a pleno sol el crecimiento de hojas en el hospedero fue mayor que a la sombra, situación que pudo conducir a una dilución de la enfermedad a pleno sol, y dar la impresión que bajo sombra la incidencia es mayor. El fenómeno de dilución de la roya se presenta cuando el crecimiento de las hojas es más acelerado que la enfermedad, lo cual ya ha sido reportado por Kushalappa y Ludwig (1982); Avelino *et al.* (2006) y Ferrandino (2008). El tipo de sombra también podría afectar la roya, como lo sugieren Salgado *et al.* (2007), aunque en nuestro estudio no se puede demostrar ya que el tipo de sombra y el porcentaje de sombra están confundidos.

La severidad, que es un proceso relacionado con la expansión del número de lesiones, no mostró diferencias en general. Por lo tanto, se puede pensar que la sombra no afectó a los factores que influyen en la colonización. Esto coincide con lo observado por López *et al.* (2012) al controlar la carga fructífera en sombra y al sol. En nuestro trabajo, la carga fructífera del primer año de estudio fue muy reducida para todos los tratamientos y las observaciones del segundo año, en el que hubo mayor producción, se detuvieron antes del crecimiento acelerado de la epidemia. Esto explica que se haya encontrado resultados similares a los de López *et al.* (2012). Este resultado podría cambiar bajo condiciones de carga fructífera más altas al sol que a la sombra.

Este trabajo también permitió evidenciar que la sombra favorece el desarrollo del enemigo natural de la roya, *L. lecanii*, y la regulación de la roya. La mayor actividad controladora de *L. lecanii* se dio en la segunda parte de la época de lluvia cuando la roya era abundante. Posteriormente las poblaciones de roya fueron disminuyendo por efecto de la regulación de *L. lecanii*. Esto sería la primera vez que se reportan, sin lugar a duda, estos efectos de regulación bajo sombra. Este comportamiento nos da a entender que la sombra es hábitat de microorganismos benéficos y que estos organismos pueden intervenir en el control de plagas o enfermedades de forma natural, como en este estudio. Similares

aseveraciones han sido propuestas en forma general por Schroth *et al.* (2000); Ratnadass *et al.* (2012); Avelino y Rivas (2013)

En el periodo de mayor carga fructífera (2014), la intensidad de la epidemia se revierte; es decir, más roya a mayor exposición solar, especialmente incidencia. Estos eventos posiblemente se relacionan con la alta carga fructífera registrada en el año, la cual se presenta más alta a mayor exposición de luz. Como ya se ha explicado, a mayor carga fructífera hay más roya (Avelino *et al.* 2004; Avelino *et al.* 2006; Costa *et al.* 2006; López *et al.* 2012).

Estos resultados permiten esclarecer las controversias existentes sobre la roya bajo sombra (Staver *et al.* 2001; Soto-Pinto *et al.* 2002). La sombra favorece el microclima, lo cual podría favorecer los procesos preinfecciosos relacionados con la incidencia (Rayner 1961; López *et al.* 2012). Pero la roya se reduce por el efecto regulador de la sombra sobre el número de nudos fructíferos y frutos por nudo (Damatta 2004; López *et al.* 2012), y porque favorece el micoparasitismo de *L. lecanii*.

5.2. Efecto del manejo sobre la incidencia, severidad, cantidad de inóculo

El manejo medio convencional con fungicidas controla la roya al inicio de la epidemia con menor incidencia, severidad y cantidad de inóculo, pero cuando el fungicida deja de hacer su efecto, la epidemia aumenta. Por lo contrario, el manejo orgánico no controla la roya al inicio pero sí al final de la epidemia. Relacionamos esto con la regulación de la roya por su enemigo natural *L. lecanii*. Aunque el potencial controlador de *L. lecanii* ha sido demostrado muchas veces (González y Martínez 1998; Carrión y Rico-Gray 2002), nuestro trabajo constituiría una de las primeras evidencias de este efecto en condiciones de campo bajo sombra. La abundancia de *L. lecanii* aumenta cuando la abundancia de la roya alcanza un nivel importante.

Es un efecto conocido que las poblaciones de los controladores naturales tienen un desfase en el tiempo con respecto a sus hospederos (Avelino y Rivas 2013). Por lo tanto, el control natural sucede tardíamente en el desarrollo de la epidemia. Este efecto es más perceptible bajo sombra densa posiblemente por las mejores condiciones de humedad que imperan en esta condición. Staver *et al.* (2001) reportaron que la sombra favorecía las poblaciones de los biocontroladores fúngicos por su efecto en la humedad. También se observó que el mayor uso de fungicidas redujo las poblaciones de *L. lecanii*. Este efecto ya fue reportado por González y Martínez (1998); por lo tanto, el control químico tiene efectos opuestos. Controla directamente la roya por su efecto fungicida, pero favorece la roya al controlar también el *L. lecanii*.

Atribuimos que la actividad antagonista del hiperparásito *L. lecanii* pudo reducir la cantidad de inóculo producido al final de la epidemia en condiciones naturales; es decir sin aplicaciones de *L. lecanii*. Sin embargo, no podemos asegurar que el control natural por *L. lecanii* en el manejo orgánico sea suficiente para evitar pérdidas de la producción, ya que este control natural fue tardío, posiblemente después de que el daño haya ocurrido. Si pensamos en potencializar esta actividad, como estrategia del manejo integrado, a través de aplicaciones, esto no sería compatible con el uso de fungicidas sistémicos. Lo anterior

comprueba que el uso intensivo de fungicidas podría tener efectos negativos en la biodiversidad, entre ellos microorganismos benéficos, lo cual se relaciona con lo emitido por (Malézieux *et al.* 2009).

Nuestro trabajo también encontró que el uso de fungicidas favorece la incidencia precoz al inicio del año siguiente. Se deduce que al hacer aplicaciones de fungicidas se mantienen más hojas en el cafeto, incluyendo hojas enfermas. Al año siguiente, la existencia de más hojas infectadas con lesiones latentes conduce a una mayor producción de esporas en presencia de condiciones favorables (Muthappa 1980). Lo anterior podría conducir a una mayor presencia del inóculo primario o residual y manifestar la epidemia precoz; estos eventos ya han sido observados por (Avelino *et al.* 1993).

6. Conclusiones

- ❖ La sombra densa tiene efectos opuestos: por su condición de microclima favorece la incidencia, severidad y cantidad de inóculo, pero también favorece el efecto regulador de *Lecanicillium lecanii* sobre roya, y por el efecto regulador de la carga fructífera desfavorece la epidemia de la roya.
- ❖ El manejo con fungicidas tiene efectos opuestos sobre la roya: los fungicidas controlan temporalmente la roya, pero al final de la epidemia, la incidencia, severidad y cantidad de inóculo son altos. El manejo orgánico, por lo contrario, controla la epidemia al final de esta, al favorecer la actividad reguladora de *L. lecanii* sobre *H. vastatrix*. A mayor uso de fungicidas se inhibe el enemigo natural de la roya *L. lecanii*.

7. Recomendaciones

- ❖ Se recomienda estudiar el efecto del control biológico en alternancia con fungicidas, especialmente cúpricos. Esto puede ser interesante para el café orgánico.
- ❖ Como nueva línea de investigación se recomienda estudiar los principales factores meteorológicos que influyen sobre la incidencia, severidad y esporulación.
- ❖ Se recomienda estudiar el efecto de la regulación tardía por *L. lecanii* sobre el rendimiento y las pérdidas de producción.

Referencias

- Avelino, J.; Muller, R.; Cilas, C.; Velasco Pascual, H. 1991. Développement et comportement de la rouille orangée du caféier (*Hemileia vastatrix* Berk. et Br.) dans des plantations en cours de modernisation, plantées de variétés naines, dans le sud-est du Mexique. *Café, Cacao, Thé* (1): 21-42.
- Avelino, J.; Toledo, J.; Medina, B. 1993. Evaluacion de epocas y numero de aplicaciones de oxido de cobre para el control de la roya anaranjada del cafeto (*hemileia vastatrix*) en una finca del suroeste de Guatemala. *In XVI simposio cientifico de la caficultura latinoamericana*. Managua, Nicaragua. 25-29/Oct/1993. 1993. p.
- Avelino, J.; Willocquet, L.; Savary, S. 2004. Effects of crop management patterns on coffee rust epidemics. *Plant Pathology* (5): 541-547.
- Avelino, J.; Zelaya, H.; Merlo, A.; Pineda, A.; Ordoñez, M.; Savary, S. 2006. The intensity of a coffee rust epidemic is dependent on production situations. *Ecological Modelling* (3-4): 431-447. 10.1016/j.ecolmodel.2006.03.013
- Avelino, J.; Cabut, S.; Barboza, B.; Barquero, M.; Alfaro, R.; Esquivel, C.; Durand, J.-F.; Cilas, C. 2007. Topography and crop management are key factors for the development of American leaf spot epidemics on coffee in Costa Rica. *Phytopathology* (12): 1532-1542.
- Avelino, J.; Rivas, G. 2013. La roya anaranjada del cafeto. <http://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01071036>. 1-47.
- Benchimol, R.L.; Poltronieri, L.S.; Trindade, D.R.; Albuquerque, F.C. 2001. White-thread blight: five new hosts in the state of Pará, Brasil. *Fitopatologia Brasileira* (4): 778-778.
- Bergamin, J. 1944. Sombreamento e broca. *Revista do Departamento Nacional do Café*: 1009-1014.
- Bosselmann, A.S.; Dons, K.; Oberthur, T.; Olsen, C.S.; Ræbild, A.; Usma, H. 2009. The influence of shade trees on coffee quality in small holder coffee agroforestry systems in Southern Colombia. *Agriculture, ecosystems & environment* (1): 253-260.
- Carrión, G.; Rico-Gray, V. 2002. Mycoparasites on the coffee rust in Mexico.
- Costa, M.J.; Zambolim, L.; Rodrigues, F.A. 2006. Effect of levels of coffee berry removals on the incidence of rust and on the level of nutrients, carbohydrates and reductor sugar. *Fitopatologia Brasileira* (6): 564-571.
- DaMatta, F.M. 2004. Ecophysiological constraints on the production of shaded and unshaded coffee: a review. *Field Crops Research* (2): 99-114.
- Di Rienzo, J.; Casanoves, F.; Balzarini, M.; Gonzalez, L.; Tablada, M.; Robledo, C. 2008. InfoStat, versión 2008. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Ferrandino, F. 2008. Effect of crop growth and canopy filtration on the dynamics of plant disease epidemics spread by aerially dispersed spores. *Phytopathology* (5): 492-503.
- González, E.; Martinez, B. 1998. Control biologico de la roya del cafeto (*Hemileia vastatrix* Berk y Br.) con *Verticillium lecanii* (Zimm) Viegas. *Revista Protección Vegetal*: 81-84.
- Haggar, J.; Barrios, M.; Bolaños, M.; Merlo, M.; Moraga, P.; Munguia, R.; Ponce, A.; Romero, S.; Soto, G.; Staver, C. 2011. Coffee agroecosystem performance under full sun, shade, conventional and organic management regimes in Central America. *Agroforestry Systems* (3): 285-301.
- Jackson, D.; Skillman, J.; Vandermeer, J. 2012. Indirect biological control of the coffee leaf rust, *Hemileia vastatrix*, by the entomogenous fungus *Lecanicillium lecanii* in a complex coffee agroecosystem. *Biological Control* (1): 89-97. 10.1016/j.biocontrol.2012.01.004

- Kushalappa, A.; Ludwig, A. 1982. Calculation of apparent infection rate in plant diseases: Development of a method to correct for host growth. *Phytopathology* (10): 1373-1377.
- Kushalappa, A.C.; Chaves, G.M. 1980. An analysis of the development of coffee rust in the field. *Fitopatologia Brasileira* (1): 95-103.
- Kushalappa, A.C. 1981. Linear Models Applied to Variation in the Rate of Coffee Rust Development. *Fitopatologia Brasileira* (1): 101; 22-30.
- Lemmon, P.E. 1956. A spherical densiometer for estimating forest overstory density. *Forest Science* (4): 314-320.
- López, B., DF; Virginio, F., E de M; Avelino, J. 2012. Shade is conducive to coffee rust as compared to full sun exposure under standardized fruit load conditions. *Crop Protection*: 21-29.
- Malézieux, E.; Crozat, Y.; Dupraz, C.; Laurans, M.; Makowski, D.; Ozier-Lafontaine, H.; Rapidel, B.; De Tourdonnet, S.; Valantin-Morison, M. 2009. Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models: A review. *In*. 2009. *Sustainable Agriculture*. Springer. p. 329-353.
- Moreno, L.L.V.; Claro, O.E.; Cardona, L.L.; Polanco, Á.; Rosales, T.; de Estrada, C.T.D.; Lantes, A.N.; García, M. 2010. Ocurrencia de epizootias causadas por *Beauveria bassiana* (bals.) vuill. en poblaciones de la broca del café (*Hypothenemus hampei*) en las zonas cafetaleras de Cuba. *Fitosanidad* (2): 111-116.
- Muschler, R. 1999. Árboles en cafetales. *Catie*.
- Muthappa, B. 1980. Behaviour of *Hemileia vastatrix* during unfavourable weather. *Journal of Coffee Research* (2): 31-35.
- Ratnadass, A.; Fernandes, P.; Avelino, J.; Habib, R. 2012. Plant species diversity for sustainable management of crop pests and diseases in agroecosystems: a review. *Agronomy for Sustainable Development* (1): 273-303. 10.1007/s13593-011-0022-4
- Rayner, R. 1961. Germination and penetration studies on coffee rust (*Hemileia vastatrix* B. & Br.). *Annals of Applied Biology* (3): 497-505.
- Ropero, G.; Armbricht, I. 2005. Depredación por hormigas sobre la broca del café *Hypothenemus hampei* (Curculionidae: Scolytinae) en cafetales cultivados bajo dos niveles de sombra en Colombia. Ant predation of the coffee berry borer *Hypothenemus hampei* (Curculionidae: Scolytinae) under two shade levels in Colombia. *Manejo Integrado de Plagas y Agroecología (CATIE)*. (Dic 2005) (76): 32-40.
- Roux, J.; Coetzee, M. 2005. First report of pink disease on native trees in South Africa and phylogenetic placement of *Erythricium salmonicolor* in the homobasidiomycetes. *Plant disease* (11): 1158-1163.
- Salgado, B.G.; Macedo, R.L.G.; Carvalho, V.L.d.; Salgado, M.; Venturin, N. 2007. Progress of rust and coffee plant cercosporiose mixed with grevilea, with ingazeiro and in the full sunshine in Lavras-MG. *Ciência e Agrotecnologia* (4): 1067-1074.
- Schroth, G.; Krauss, U.; Gasparotto, L.; Aguilar, J.D.; Vohland, K. 2000. Pests and diseases in agroforestry systems of the humid tropics. *Agroforestry Systems* (3): 199-241.
- Silva, A., R. 1994. Intensidad de la roya (*Hemileia vastatrix* Berk. y Br.) en cafetos con diferentes niveles de producción controlada en Venezuela. *Café, cacao, thé (Paris)* (1): p. 19-24. Disponible en <http://www.refdoc.fr/Detailnotice?idarticle=16905927>
- Soto-Pinto, L.; Perfecto, I.; Caballero-Nieto, J. 2002. Shade over coffee: its effects on berry borer, leaf rust and spontaneous herbs in Chiapas, Mexico. *Agroforestry Systems* (1): 37-45.
- Staver, C.; Guharay, F.; Monterroso, D.; Muschler, R. 2001. Designing pest-suppressive multistrata perennial crop systems: shade-grown coffee in Central America. *Agroforestry Systems* (2): 151-170.

- Vandermeer, J.; Perfecto, I.; Liere, H. 2009. Evidence for hyperparasitism of coffee rust (*Hemileia vastatrix*) by the entomogenous fungus, *Lecanicillium lecanii*, through a complex ecological web. *Plant Pathology* (4): 636-641.
- Virginio Filho, E.d.M.; Hagggar, J.; Staver, C. 2002. Sostenibilidad y sinergismo en sistemas agroforestales con café: Estudio de largo plazo de interacciones agroecológicas.
- Wilcox, D.; Dove, B.; McDavid, D.; Greer, D. 2002. Image tool for Windows, version 3.0. San Antonio: University of Texas Health Science Center in San Antonio.
- Zambolim, L.; Silva-Acuña, R.; Vale, F.X.R.d.; Chaves, G.M. 1992. Influence of coffee berry yield on the development of coffee rust (*Hemileia vastatrix*). *Fitopatologia Brasileira* (1): 32-35.

Artículo II, Efecto de la sombra del café sobre la dispersión en seco de esporas de *Hemileia vastatrix*, y su relación con el viento, precipitación y humedad relativa

Resumen

La sombra es una opción para enfrentar el cambio climático. Se tienen evidencias empíricas de que la epidemia del 2012 tuvo menores impactos en los cultivos bajo sombra. Una hipótesis que se plantea es que los eventos de dispersión del patógeno son menos intensos bajo sombra. Se conoce poco sobre la dispersión de la roya, y nunca se ha generado información sobre este tema en condiciones de sombra.

El presente estudio pretende explicar la dispersión de uredosporas en seco, bajo ambiente de sombra densa, con dos especies de sombra (*Abarema idiopoda*/*Chloroleucon eurycyclum* y *Erythrina poeppigiana*) y pleno sol, y su relación con variables meteorológicas: viento, lluvia. El ensayo se estableció en Turrialba, Costa Rica a 600 msnm. Se realizaron capturas de esporas en 72 horas por semana, en 35 semanas, desde tercera semana de agosto del 2013 hasta la primera semana de julio del 2014 empleando trampas Burkard, en dos de los tratamientos del ensayo de larga duración establecido por el CATIE en 2000 donde se comparan diferentes sistemas agroforestales.

La sombra en presencia de mucha lluvia favorece la dispersión en seco de las esporas de roya, hasta 3.7 veces más que a pleno sol. La sombra posiblemente intercepte la lluvia, contribuya a formar gotas gordas, las cuales impactan fuertemente el café y liberan las esporas. Esto se da seguramente porque la sombra estudiada tiene una altura a la intercepción de la copa, comprendida entre 13 a 15 metros, lo que permite que las gotas adquieran energía cinética importante. En tiempos posteriores y cercanos a una lluvia, se observa mayor dispersión (0.17 veces más) bajo sombra que a pleno sol, posiblemente porque las esporas fueron lavadas por la lluvia al pleno sol. Cuando aumenta el tiempo (horas) sin lluvia, este efecto se invierte, siendo mayor la dispersión al sol 0.17 veces más. La sombra intercepta el viento en ausencia de lluvia, por lo que desfavorece la dispersión comparado con el pleno sol. La dispersión en seco, cuando no llueve, a través del viento, es limitada comparada con la dispersión derivada de los impactos de las gotas de lluvia, 0.4 y 3.3 esporas por m^{-3} de aire respectivamente.

Por lo tanto, al contrario de lo esperado, la sombra puede contribuir a mejorar la dispersión cuando llueve. Sin embargo, cuando no llueve, sucede lo contrario. Periodos secos intercalados en la época de lluvias podrían favorecer la dispersión a pleno sol y explicar en parte la epidemia continental que hubo en 2012. El efecto de la sombra depende de las variables meteorológicas. Debido a las variaciones interanuales e intraanuales del clima, puede haber diferentes tipos de sombras óptimas. Puede haber más dispersión en sombra en épocas lluviosas o durante La Niña, y por lo contrario, puede haber más dispersión a pleno sol en épocas secas o años secos.

En este trabajo se generó conocimiento sobre la dispersión en seco, pero no sabemos el destino de las esporas, por lo cual es importante abrir líneas de investigación para conocer más sobre el lavado de esporas, depositación de esporas sobre las hojas y su nivel de viabilidad bajo condiciones de sombra y pleno sol.

1. Introducción

La dispersión es un proceso esencial para el desarrollo de la epidemia. Permite su crecimiento en el espacio y el tiempo. Los patógenos se dispersan por varias formas. Algunos producen propágulas que se desplazan activamente en el agua. Los patógenos también pueden dispersarse activamente a través del crecimiento tálico. Algunos se desplazan pasivamente a través de vectores que pueden ser humanos, animales, insectos o prácticas agronómicas como el riego; otros de forma más activa por medio de esporas, a través del viento, la lluvia, y el hombre.

A continuación se describe un ejemplo por cada tipo de dispersión:

La bacteria *Xylella fastidiosa* responsable de la “clorosis variegada” de los cítricos (Redak *et al.* 2004); también afecta al café y ocasiona crespera (hojas encrespadas), chamuscado de las hojas (Beretta *et al.* 1996; De Lima *et al.* 1998; Redak *et al.* 2004) y otros cultivos (Redak *et al.* 2004). Es transmitida gracias a un insecto vector, que al alimentarse de la savia del xilema, inocula a *X. fastidiosa* (Yamamoto y Gravena 2000).

Uno de los patógenos que se disemina por medio del crecimiento micelial es el mal de hilachas en café, causada por *Corticium Koleroga* (Cadena 1987). Este invade el tejido al formar una red de micelios de color blanco grisáceo, que al extenderse invade otros tejidos de la planta y al estar en contacto con otras plantas, también se infectan.

La *Phytophthora palmivora* es responsable de la mazorca negra en cacao (Oudemans y Coffey 1991; Flament *et al.* 2001). Su reproducción es a partir de las clamidosporas (estructuras asexuales) u oosporas (estructura sexual), que son esporas usadas por el hongo para sobrevivir por largos periodos sin el hospedero. Estas producen esporangios, los que contienen esporangiosporas y principalmente zoosporas, que son una estructura reproductiva con movimiento propio, a través de sus flagelos y sobre una película de agua (Porras y Sánchez 1991; Agrios 1998). Su diseminación es a partir de estructuras de esporangios que se encuentran en raíces infectadas y son dispersados por el salpique del goteo de agua, el viento o por hormigas (Bowers *et al.* 2001). Una vez que infectan las mazorcas u hojas, se produce una dispersión vertical, que ocurre al descender el agua, lo que permite el movimiento y arrastre de zoosporas, horizontalmente, son diseminadas por el viento (Porras y Sánchez 1991).

La diseminación de roya del trigo causada por *Puccinia graminis* (Campos *et al.* 2008) es favorecida por acción del viento. Cuando las teliosporas germinan y expulsan basidiosporas a la atmosfera, son arrastradas a cientos de metros hasta depositarse sobre un hospedante alternativo, plantas de agracejo (*Berberis vulgaris*). De estas plantas por algunos procesos dan origen a las aeciosporas que son llevadas por el viento hasta las plantas de trigo y producen infecciones. El viento es un factor importante en la diseminación de esporas. Las corrientes de aire pueden dispersar las esporas en sentido ascendente u horizontal transportarlas a distancias de uno o varios kilómetros (Agrios 1998). Sobre este caso, Watson y De Sousa (1983) indican que uredosporas de *P. graminis* fueron dispersadas por el viento desde África hasta llegar a Australia, y Singh *et al.* (2008) afirman que las corrientes de vientos son responsables de la dispersión hacia el norte de

África, Oriente Medio y Asia Sur-Occidental. Aunque ciertas esporas dispersas en el aire no sobreviven a períodos largos, una parte pueden morir por deshidratación y bajas temperaturas (Agrios 1998). Cuando se encuentran en alturas muy elevadas pueden ser arrastradas por gotas de lluvia hacia la superficie, y cuando el clima es favorable pueden ocasionar epidemias (Agrios 1998).

La antracnosis del banano (*Colletotrichum* spp) es la responsable del deterioro de la calidad de la fruta en procesos de poscosechas (Peres *et al.* 2002; Salazar *et al.* 2012). Tienen esporas asexuales en acérvulos (Agrios 1998). Su fuente de inóculo crece en las plantas de banano, se disemina pasivamente por medio de las gotas de agua que producen el salpique y el movimiento del patógeno hacia los frutos de banano o por el escurrimiento del agua (Salazar *et al.* 2012). También en tejidos secos producen acérvulos que contienen conidios, los cuales al secarse son dispersados por el viento.

Algunos nemátodos asociados al café y a otros cultivos como el *Meloidogyne* spp y *Pratylenchus* spp. son diseminados a cortas distancias por la acción de hombre al realizar prácticas de manejo, como: uso de maquinarias agrícolas, herramientas, y el agua de riego (Gowen *et al.* 2005). A distancias más largas son diseminados en semillas o plantas contaminadas movilizadas por el hombre (Luc *et al.* 2005).

La dispersión de uredosporas en café depende de la cantidad de inóculo, viento o lluvia. La esporulación es un proceso que no ha sido muy estudiado. Se conoce que una lesión puede producir más de 400.000 esporas en tres meses y que una lesión de 50 mm² se puede encontrar hasta 150.000 esporas (Kushalappa y Eskes 1989).

El viento es uno de los principales factores para la dispersión a corta distancia, o varios kilómetros (Becker 1977), e incluso se cree que continentalmente (Bowden *et al.* 1971; Kushalappa y Eskes 1989). Becker (1977) también ha demostrado que la dispersión de uredosporas de roya dentro del cultivo es producida por el goteo del agua, al caer sobre las hojas esporuladas, pero en menor grado que el viento.

La importancia de la sombra, por sus servicios, es una opción para enfrentar el cambio climático. Se piensa que en la pasada epidemia del 2012 que los cultivos bajo sombra fueron menos afectados en la producción (Avelino y Rivas 2013). En la actualidad no se conoce nada sobre la dispersión, mucho menos en condiciones de sombra. Por lo tanto, el presente estudio pretende explicar la dispersión de uredosporas en seco, bajo ambiente de sombra y pleno sol, y explicar la relación con condiciones meteorológicas de viento y lluvia.

2. Materiales y métodos

2.1. Descripción del área de estudio

El presente estudio inició en agosto del 2013 y concluyó en julio del 2014. El trabajo de campo se realizó en el ensayo de sistemas agroforestales a largo plazo de la finca experimental CATIE, que tiene más de 13 años. El trabajo de laboratorio se realizó en el laboratorio de mejoramiento de cacao, y en el laboratorio de Fitopatología de la Universidad de Costa Rica (UCR), sede del Atlántico en Turrialba.

El ensayo se ubica entre las coordenadas de 9°53'44" latitud norte; 83°40'7" longitud oeste, con una elevación de 600 msnm. En los últimos 10 años⁶ se tuvieron promedios de temperatura anual de 22.4 °C, humedad relativa de 90,6% y radiación solar de 16.6 MJ/m², precipitación de 2928 mm/año. Esta variable en cada año ha venido descendiendo significativamente: en el 2002 cayeron 3527mm, 2012 con 2639 mm y en el 2013 con 1945 mm/año; siendo el 2012 uno de los más irregulares. Los suelos se caracterizan como aluviales mixtos, con texturas entre franco y franco-arcilloso (Virginio Filho *et al.* 2002).

El área total del ensayo es de aproximadamente 9.2 hectáreas. Fue establecido en el año 2000 con café arábica variedad caturra, con distancias de 2.0 m entre hileras y 1.0 m entre planta, con una densidad de 5000 plantas/ha. Las especies de sombra estudiadas son: el poró (*Erythrina poeppigiana*), Amarillón (*Terminalia amazonia*) y cashá (*Abarema idiopoda/Chloroleucon eurycyclum*). El arreglo de estas especies forman seis tipos de sombras en contraste con pleno sol, las cuales en combinación con cuatro niveles de manejo dan origen a 20 tratamientos, dispuestos en tres repeticiones (bloques) (Virginio Filho *et al.* 2002; Hagggar *et al.* 2011).

2.2. Factores en estudio

Se emplearon dos niveles de sombras: **a)** sombra densa (SD) que está conformada por la combinación de la especie cashá (*Abarema idiopoda/Chloroleucon eurycyclum*) más poró (*Erythrina poeppigiana*); **b)** sin sombra (pleno sol). En estos ambientes se aplicó el manejo medio convencional con fungicida. Se consideraron las variables meteorológicas siguientes: ráfagas de viento, la lluvia, el tiempo sin lluvia. También se consideraron la cosecha y la cantidad de inóculo presente en las hojas.

2.3. Característica de la sombra y del manejo agronómico

La sombra densa está conformada por cashá (*C. eurycyclum*) en combinación con el poró (*E. poeppigiana*). El cashá es una planta leguminosa tiene copa alta abierta, su altura hasta a la intersección de la copa varía entre 13 y 15 metros y su altura total entre 22 a 24 metros, y la densidad de 78 árboles por hectárea. Los árboles de poró son leguminosas, tienen una copa regular a una altura de 4 a 5 metros, y producen gran cantidad de biomasa; su densidad en este sistema es de 164 árboles/ha. La cobertura de sombra es medida cada mes, con el uso del densiómetro esférico (Lemmon 1956), los valores registrados varían de 30 a 65% (los valores mínimos se presentan en febrero y marzo y los máximos entre octubre y noviembre). A la especie poró se le aplican podas reguladas a 4.5 m de altura dos veces al año (diciembre y junio).

En el manejo medio convencional, se aplicó fertilizantes sintéticos (fórmula completa 500 kg/ha más 180 kg/ha de fertilizante nitrogenada); se realizó control de plagas (broca) con insecticida de síntesis Solver 48 EC® (Clorpirifos). El control de malezas se hizo mediante un manejo selectivo con prácticas manuales y herbicidas en las calles. Para el control de enfermedades, especialmente roya, se utilizó fungicidas a base de cobre en dosis

⁶ Fuente: Salas, A., 2013. Estación meteorológica de CATIE.

de 1000 g/ha, combinado con un producto sistémico (ciproconazol 10% WG) en dosis de 0.4 litros/ha. En el 2013 se aplicó cobre, en marzo y abril, y ciproconazol en junio. En el 2014 se aplicó cobre en marzo y ciproconazol en enero y junio (Cuadro 14).

Cuadro 14. Aplicaciones de fungicidas para el control de roya en el manejo medio convencional

Nivel de Manejo	2013						2014					
	ene	feb	mar	abr	may	jun	ene	feb	mar	abr	may	jun
Medio convencional con fungicida (MCF)			*	*		☒	☒		*			☒

* Fungicida a base de Cobre
 ☒ Fungicida sistémico (ciproconazol)

3. Metodologías empleadas para las evaluaciones de campo y laboratorio

3.1. Evaluación de la cantidad de inóculo por rama infectada

En la parcela útil de cada tratamiento, se seleccionaron, cada tres semanas, de forma aleatorizada, seis ramas en seis plantas distintas (dos ramas de la parte alta, dos de la parte media y dos de la parte baja). Se colectaron solo las hojas con infecciones. Estas fueron colocadas en bolsas plásticas debidamente codificadas, y luego llevadas al laboratorio.

Para estimar la cantidad de inóculo se utilizó la metodología empleada por Granados⁷. Esta consiste en tomar hojas infectadas en el campo y en laboratorio mediante un raspado sobre lesiones esporuladas, se recogen las esporas presentes, y luego con el uso de la cámara de Neubauer se cuantifica el número de esporas.

Se hizo el raspado de esporas de roya no parasitadas con cápsulas de gelatina. Para su conservación, estas fueron colocadas en microtubos de 2 mililitros y almacenadas a 8°C, con un 50% de humedad relativa. Posteriormente se colocó el inóculo, almacenado en cada cápsula, en microtubos con 1 ml de agua estéril al 2.5% de Twin 20. Esta solución de esporas fue homogeneizada en el ultrasonificador. Luego se hizo el conteo en la cámara de Neubauer, con el uso del microscopio lente 10X. Se consideró la lectura de cinco cuadros (4 extremos y 1 central), repitiendo tres conteos por muestra (se consideró el promedio de las tres lecturas). Para determinar la cantidad de inóculo por rama se empleó la siguiente fórmula:

$$\text{Cantidad de esporas} = \frac{\text{total esporas contada}}{\text{N° de cuadros}} \times 10000$$

3.2. Registro de datos meteorológicos

Los datos de pluviometría fueron tomados de la Estación climática del CATIE. Los datos de ráfagas (máximas) de viento y humedad relativa, se registraron en microestaciones climáticas Hobo, instaladas en sombra densa y pleno sol. En cada parcela se instaló un data logger (Hobo weather station), 2 sensores de temperatura de aire (Bit temperature smart

⁷ Granados, E., comunicación personal (2013).

sensor S – TMB - MOXX), y 1 sensor mixto que mide temperatura y humedad relativa (Temperature/RH smart sensor S – THB - M00x). También se ubicó un anemómetro para medir las ráfagas viento, este se situó por encima de la copa de las plantas de café. El data logger (Hobo weather station) fue programado para realizar una lectura cada 30 segundos y registrar un promedio cada 15 minutos. Para la recopilación de la información se utilizó el programa Hobo Ware, y se salvó los datos cada 15 días.

3.3. Evaluación de la dispersión de esporas de *H. vastatrix* en el aire

Se empleó la trampa Burkard, que funciona mediante succión y atrapa esporas suspendidas en el aire, impregnándolas en una cinta adherente fijada a un tambor que gira en función a las manecillas del reloj. Estas trampas funcionan con baterías corrientes de 12 voltios. Las capturas se realizaron por tres días por semana, en el siguiente orden: desde agosto a diciembre del 2013 se hicieron 17 muestreos semanales y desde enero a julio del 2014 se realizaron 18 muestreos, tres por mes.

La trampa se programó para que el tambor cumpliera una rotación completa en cuatro días. Esto se hizo para fines prácticos al momento de hacer las lecturas de las esporas atrapadas. Para el inicio de cada monitoreo, se coordinó para dar funcionamiento a las trampa el lunes a las 8a.m. y hacer corte el jueves a las 8 a.m.

Al disponer de dos trampas en cada semana de muestreo, se instalaron en un solo bloque. El siguiente muestreo se realizó en otro bloque según aleatorización.

3.1.1. Características de las trampas Burkard

La trampa Burkard es eficiente en la captura de esporas en seco. Contiene un motor que permite la aspiración del aire, el que entra por una ranura de succión de 14 mm x 2 mm hasta la cámara en donde gira un tambor. Para calibrar su funcionamiento tiene un panel de controles. En la parte superior está dotada de una lámina horizontal, que protege la ranura para evitar entrada de agua. También tiene una cola metálica de forma vertical, la cual permite la orientación de la ranura según la dirección del viento. El sistema de captura se basa en el uso de una cinta transparente de polietileno que se fija al tambor (Figura 11A y B).

3.1.2. Instalación de trampas para captura de uredosporas de roya

En cada muestreo se inició con la preparación de los dispositivos, lo cual se realiza en condiciones de laboratorio para evitar contaminación. Se ubicó una cinta adhesiva a ambos lados, sobre en el tambor entre los dos puntos de unión (raya verde y negra). Luego se ubica la cinta transparente (dimensiones de 20 x 355 mm), y sobre esta se coloca una película de gel (vaselina sólida-líquida). Para su movilización al campo, los tambores fueron colocados en cajas transportadoras.

En el campo, la trampa se instaló sobre un poste metálico ubicado en el centro del surco, a 1.50 m de altura, y energía abastecida por baterías. Luego el tambor se instaló uniando los puntos verdes (punto de partida). También se calibró la aspiración de aire en 10 litros

de aire/minuto. Al final se marca la cinta de captura por el orificio de la ranura y se oprime el botón Start para iniciar el funcionamiento (Figura 11).

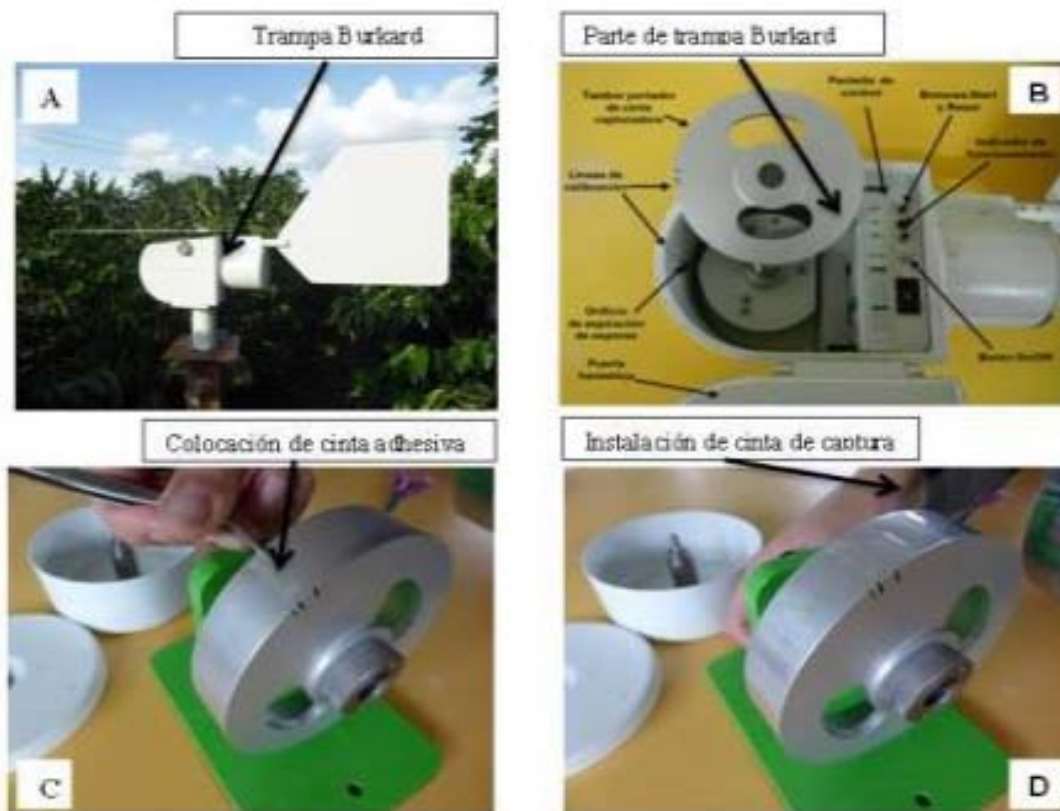


Figura 11. Trampas Burkard empleadas para la captura de uredosporas de roya (A). Partes y piezas de la trampa (B). Instalación de cinta adhesiva en el tambor (C). Instalación de cinta capturadora sobre el tambor (D).

3.1.3. Conteo de esporas en laboratorio

Para cada lectura después del desmontaje de las trampas, se tomó la cinta de captura y se ubicó sobre una regla milimétrica, se hicieron seis cortes de 42 mm de largo, denominados bandas, cada banda corresponde a 12 horas. Estas fueron colocadas en porta objetos; con el uso del microscopio lente de 10X se cuantificó el número de esporas y con el apoyo del lente 40X se confirmó, de acuerdo con su forma reniforme y la presencia de crestas. Se consideró 6 campos centrales correspondientes a 12mm, dejando dos campos en la parte inferior y superior de la banda. Se realizó el conteo en cada campo y posteriormente se determinó la ubicación de la espora en cada hora.

3.4. Variables estudiadas en el periodo de 2013 y 2014

- Cantidad de inóculo por día por rama infectada

Es la cantidad de inóculo presente por rama infectada. Dado que esta cuantificación se hizo cada 3 semanas, se tuvo que estimar la cantidad de inóculo en cada día de trampeo a través de la ponderación⁸ siguiente:

⁸ Avelino, J., 2014. Comunicación personal.

$$\text{Cantidad de esporas por día} = \frac{(F_2 - f_x) C_1 + (f_x - F_1) C_2}{F_2 - F_1}$$

F_2 = fecha de conteo de inóculo N° 2

f_x = fecha de trampeo de esporas

F_1 = fecha de conteo de inóculo N° 1

C_1 = cantidad de inóculo en fecha N° 1

C_2 = cantidad de inóculo fecha N° 2

- Pluviometría por hora

Es la cantidad de lluvia caída en 1 m² por cada hora. Para registrar este dato se empleó las bandas milimétricas instaladas en el pluviómetro de la estación del CATIE en cada semana de trampeo.

- Horas con lluvia

Es la cantidad de horas continuas con lluvia, incluye antes del trampeo, y horas de trampeo.

- Horas sin lluvia

Es la cantidad de horas continuas sin lluvia, incluye horas antes del trampeo, y horas de trampeo.

- Máxima de las ráfagas de viento por hora

Son los valores máximos de los aumentos repentinos de la velocidad del viento ocurridos duran poco tiempo, medidos en metro/segundo. Debido a la gran variabilidad del viento, en el ensayo se tomó el valor máximo de las dos estaciones.

- Humedad relativa (%) por hora

Es la cantidad de agua presente en el aire.

- Cantidad de esporas por hora/m³ de aire

Es la concentración de esporas dispersadas en 1 m³ de aire. Para realizar el cálculo de concentración se utilizan los conteos de esporas por hora, con base en la siguiente fórmula⁹:

$$C = \frac{N_c}{L_c} \times \frac{(L_h)}{V_h}$$

C: concentración de esporas por hora (esporas/m³)

N_c : número de esporas encontradas por hora

L_c : área de conteo (3.5 x 12 mm)

L_h : área correspondiente a una hora (3.5 x 14mm)

V_h : volumen de aire aspirado por hora (10L/min = 0,6 m³/hora)

3.2. Métodos estadísticos

Antes de correr el modelo se realizó un análisis de componentes principales (ACP) con la finalidad de identificar las variables meteorológicas correlacionadas entre sí. Este procedimiento permitió eliminar variables asociadas. También se optó por emplear valores

⁹ Avelino, J., 2014. Comunicación personal.

de capturas de 7:00 a 19:00 horas, en vista de que las horas no consideradas (20:00 a 23 y 0:00 a 6:00 horas) registran valores cercanos a cero captura.

Se realizó el análisis para ver el efecto de la sombra y de las variables meteorológicas sobre la dispersión, analizando factores individuales e interacciones dobles. No se consideraron las interacciones de variables meteorológicas entre sí. Para estudiar el efecto de los factores de interés sobre la dispersión de uredosporas en seco, se utilizó un modelo lineal generalizado mixto con una distribución de Poisson, ya que la variable respuesta es el conteo de esporas. Los factores meteorológicos, pluviometría, tiempo sin lluvia, ráfagas, factor sombra y las interacciones dobles, fueron declarados como factores fijos. Para controlar la variabilidad se colocaron como aleatorios los bloques, las semanas y cantidad de inóculo, manteniendo la jerarquía, bloque – semana – cantidad de inóculo.

Tsl y P no son totalmente independientes: cuando $P=0$ $Tsl >0$ y cuando $P>0$ $Tsl =0$. Sin embargo, estas dos variables se consideraron como importantes ya que se sabe que la lluvia contribuye a la dispersión y que la dispersión por el viento se hace cuando la humedad relativa es baja, es decir en periodos secos (Becker 1979). Por lo anterior se decidió construir dos modelos: uno que incluye la lluvia pero sin Tsl y otro sin la lluvia y con los valores de $Tsl >0$. La selección de cada modelo se hizo comparando el modelo completo (con todas las variables e interacciones) con el modelo quitando una variable o interacción de interés.

La significancia de cada variable ($p<0.05$) se evalúa calculando la diferencia de AIC (criterio de explicación del modelo) entre el modelo completo y el modelo excluyendo variable. Una gran diferencia de AIC significa que la variable tiene un gran poder de explicación. El modelo final resulta de la selección de las variables e interacciones significativas. Se verificó la normalidad de los residuos para validar el modelo y comprobar que no había sobredispersión.

4. Resultados

4.1. Comportamiento de la captura de esporas y variables meteorológicas

La mayor captura de esporas en seco coincidió con el periodo de mayor epidemia de roya, época de mayor precipitación. Las capturas máximas fueron registradas bajo sombra en el mes de noviembre del 2013 con 258 esporas capturadas por día (Figura 12A). La dinámica de captura de esporas y variables meteorológicas, en relación con las horas del día, tiene un comportamiento especial: la captura de esporas y ráfagas de viento registran los mayores valores a las 12:00 horas y paulatinamente disminuyen al aproximarse hacia las horas de la madrugada (0:00 - 6:00 horas) y la noche (20:00 - 23:00 horas) (Figura 12B). En el caso de la pluviometría, los mayores promedios son obtenidos entre 15:00 y 16:00 horas y luego desciende en ambos sentidos de horas. La humedad relativa tiene un comportamiento inverso; es decir que entre las 11:00 y 12:00 horas registra los menores porcentajes (Figura 12C). Al observar los datos, se deduce que la mayor actividad de dispersión se produce en la época de lluvia, entre las 7:00 y 19:00 horas, la cual se relaciona a la presencia activa de las variables meteorológicas.

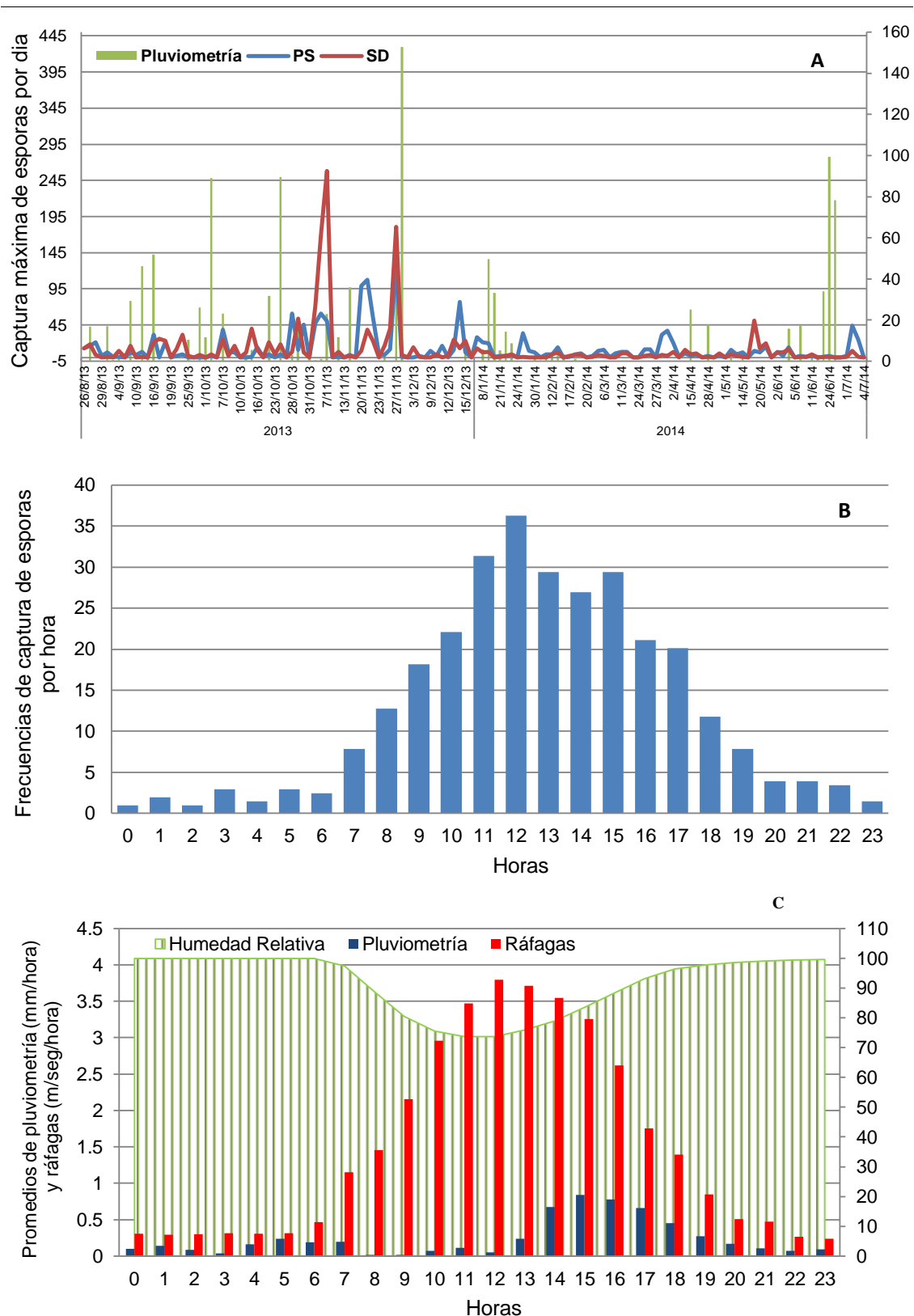


Figura 12. Comportamiento de la captura de uredosporas dispersadas en seco y variables meteorológicas: total de esporas capturadas por día (A); frecuencia de capturas por hora, datos de sol y sombra juntos (B); promedios por hora de precipitación, ráfagas y porcentaje de humedad relativa por hora, datos promedios de las dos estaciones (C), desde agosto del 2013 a julio del 2014.

4.2. Relaciones entre variables meteorológicas y selección de predictores meteorológicos de la roya

En la Figura 13A se observan los ejes 1 y 2 del ACP con las variables meteorológicas. Existe una correlación positiva entre pluviometría y tiempo con lluvia. También muestra la relación negativa entre ráfagas y humedad relativa. En el caso de la pluviometría y tiempo sin lluvia, en esta primera representación no muestra una relación fuerte, aunque se conoce que puede existir. En la Figura 13B, con los ejes 1 y 3 del ACP, se conservan las mismas correlaciones. El tiempo sin lluvia está bien representado, pero la pluviometría no. Se seleccionaron las variables independientes siguientes: pluviometría, ráfagas y tiempo sin lluvia, para emplear en el modelo de dispersión.

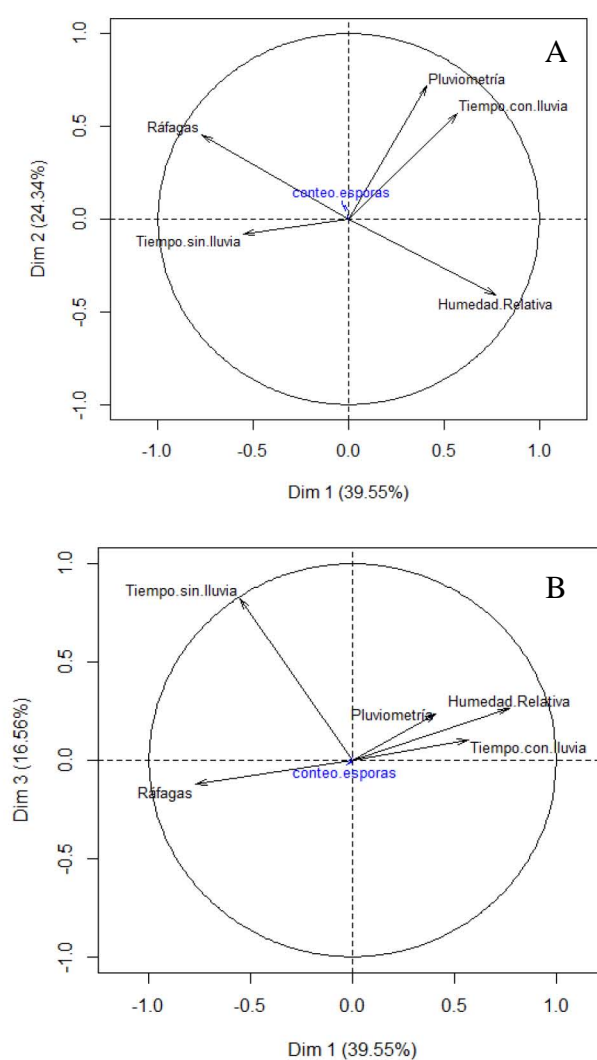


Figura 13 Análisis en componentes principales (ACP) de las variables meteorológicas: representación de los ejes 1 y 2 (A) y ejes 1 y 3 (B)

4.3. Efecto de la sombra y factores meteorológicos sobre la dispersión en seco de esporas de roya, modelo 1

En el modelo 1 (Cuadro 15A) se incluye la variable pluviometría, y se elimina la variable tiempo sin lluvia (Tsl). La comparación del modelo completo con los modelos excluyendo una de las variables o una de sus interacciones, indica que solo la pluviometría, ráfaga y la

interacción sombra y pluviometría tienen efectos significativos (Cuadro 15A). Esto se verifica en el modelo final (Cuadro 15B). El modelo definitivo de predicción de la dispersión fue el siguiente:

M1: GLMER (spB~P+Raf+sombra:P+(1|bloc/sem)+(1|inoc),family=poisson,data=spores)

Cuadro 15. Significancia del factor sombra y variables meteorológicas modelo 1 (sin la variable tiempo sin lluvia): comparación del modelo completo con los modelos excluyendo una de las variables (A); modelo final con sus factores individuales e interacciones significativos (B).

(A)	Diferencia (AIC)	p<0.05	(B)	Diferencia (AIC)	p<0.05
Sombra	1.2	0.2252	Pluviometría	0	<2.2E16***
Pluviometría	0	<2.2 E16***	Ráfagas	402.2	<2.2 E16***
Ráfagas	0	<2.2 E16***	Sombra:Pluviometría	63.4	6 E16***
Sombra:Pluviometría	11.2	0.0002665***			
Sombra:Ráfagas	1.5	0.5759			

No se observan diferencias de dispersión entre sombra y pleno sol con menores lluvias; en cambio a medida que se incrementa la lluvia (20 mm), las diferencias entre sol y sombra aumentan 3.7 veces las concentraciones de esporas en sombra que las obtenidas al sol (Figura 15).

A medida que la velocidad de ráfagas aumenta (de <1 m/s a 6 m/s), la dispersión de esporas en seco aumenta cinco veces más, independientemente de la sombra (Figura 15).

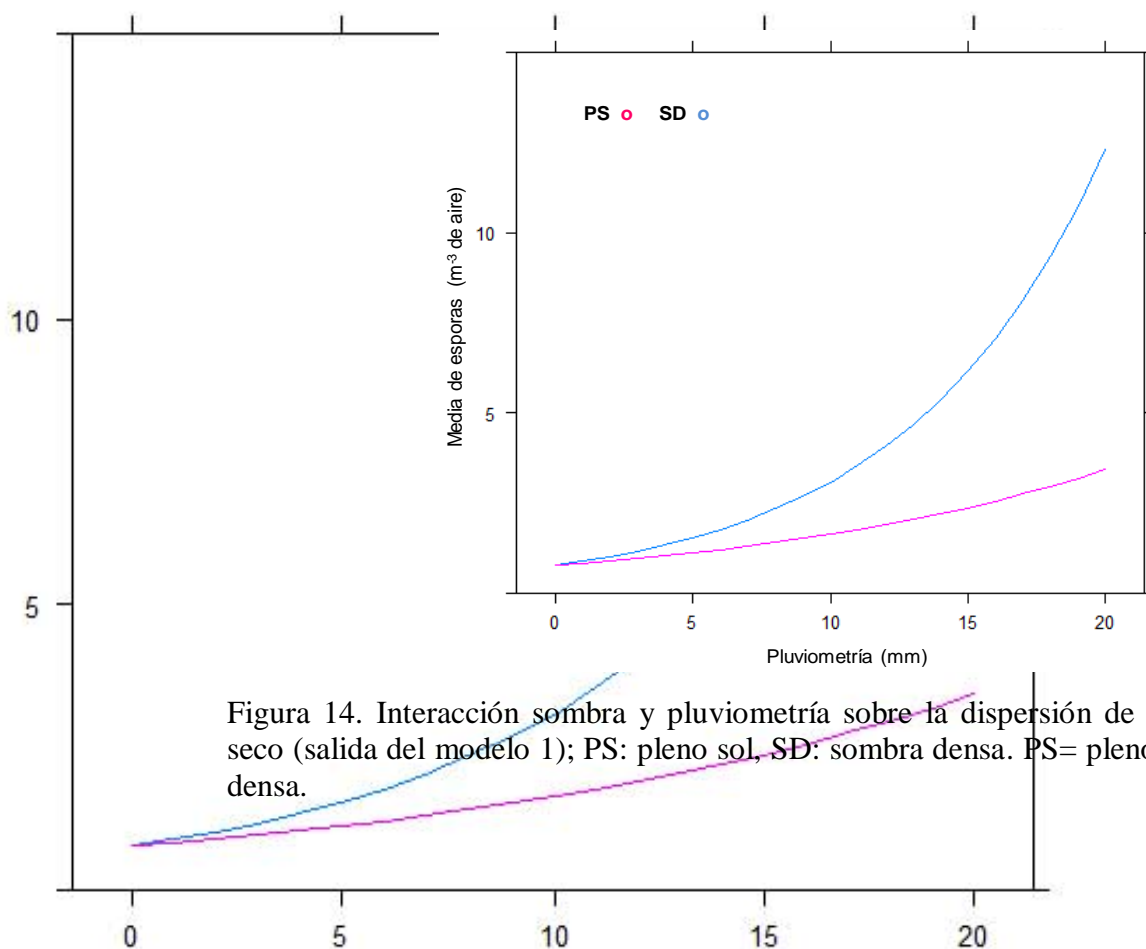


Figura 14. Interacción sombra y pluviometría sobre la dispersión de esporas de roya en seco (salida del modelo 1); PS: pleno sol, SD: sombra densa. PS= pleno sol y SD= sombra densa.

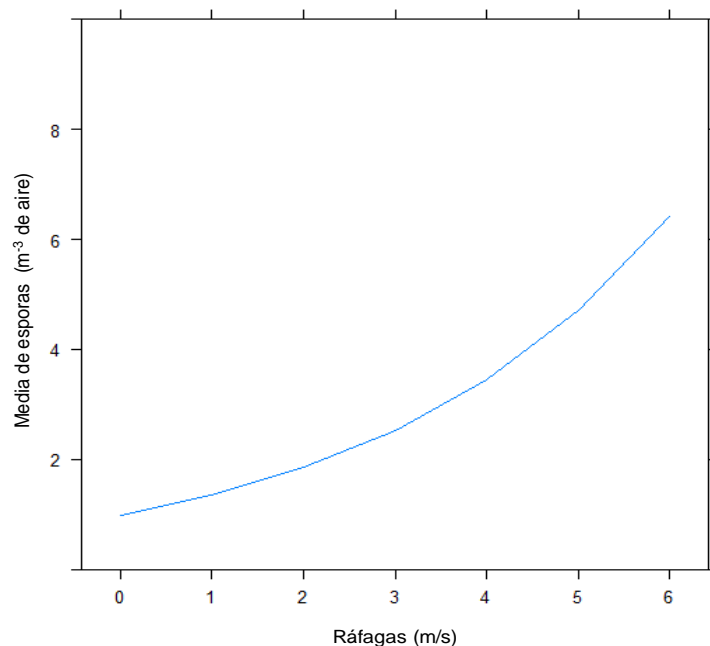


Figura 15. Efecto de las ráfagas sobre la dispersión de espora de roya en seco (salida del modelo 1).

4.4. Efecto de la sombra y factores meteorológicos sobre la dispersión de esporas en seco de roya, modelo 2

En el modelo 2 (Cuadro 16A) se incluye la variable tiempo sin lluvia (Tsl) con los datos >0, por lo tanto se consideran únicamente los periodos sin lluvia. La comparación del modelo completo con los modelos excluyendo una de las variables o una de sus interacciones, indica que solo ráfaga, la interacción sombra con Tsl y sombra con ráfagas tuvieron efectos significativos (Cuadro 16A). Esto se verifica en el modelo final (Cuadro 16B). El modelo definitivo de predicción de la dispersión fue el siguiente:

M2:GLMR(spB~Raf+sombra:tsl+sombra:Raf+(1|bloc/sem)+(1|inoc),family=poisson,data=esporas)

Cuadro 16. Significancia del factor sombra y variables meteorológicas modelo 2 (sin la variable pluviometría): comparación del modelo completo con los modelos excluyendo una de las variables (A); modelo final con sus factores individuales e interacciones significativos (B).

(A)			(B)		
	Diferencia (AIC)	P<0.05		Diferencia (AIC)	p<0.05
Sombra	0.5	0.4977	Ráfagas (Raf)	0	<2.2 E16***
Tiempo sin lluvia (Tsl)	0	1	Sombra : Tsl	49.4	2.52e-12***
Ráfagas	0	<2.2 E16***	Sombra : Ráfagas	8.4	0.001257***
Sombra : Tsl	16	2.321e-05***			
Sombra : Ráfagas	8.4	0.0009475***			

Con valores de Tsl cerca de cero, hay mayor dispersión bajo sombra que a pleno sol (0.17 veces más). El efecto de la sombra se invierte con valores grandes de Tsl. Los predichos de la interacción sombra Tsl son pequeños en relación con los predichos del modelo 1. Se observa una tendencia general de disminución de la dispersión con mayores valores de Tsl. (Figura 16A).

Al incrementarse la velocidad de las ráfagas se incrementan las diferencias de dispersión entre pleno sol y sombra. La mayor dispersión se produce a pleno sol, pero la dispersión es limitada, es decir que es baja en comparación con lo obtenido con el modelo 1 en presencia de lluvias (Figura 16B). Se observa una tendencia general del incremento de la dispersión con los mayores valores de ráfagas.

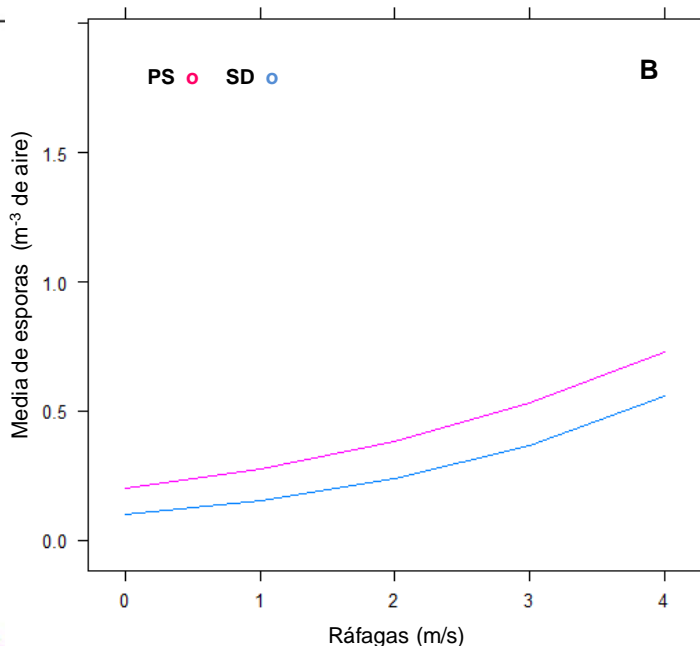
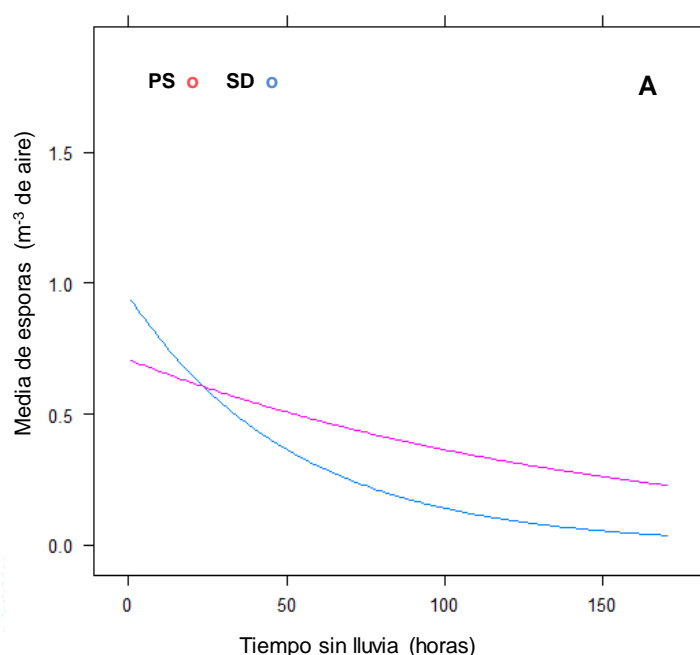


Figura 16. Efecto de la sombras sobre la dispersión de uredosporas en seco de *H. vastatrix*, modelo 2: efecto de la interacción sombra y tiempo sin lluvia (Tsl) (A), efecto de la interacción sombra y ráfagas (m/s) (B). PS= pleno sol y SD= sombra densa.

5. Discusión

Se observó que el efecto de la sombra sobre la dispersión de la roya depende de variables meteorológicas. La sombra interactúa con la lluvia, con el viento y el tiempo sin lluvia (estas dos últimas dos interacciones se encuentran en los periodos sin lluvia). La sombra puede por lo tanto ayudar a manejar la dispersión, pero esto dependerá de las condiciones climáticas, las cuales pueden variar en el año y entre años. A nuestro conocimiento es la primera vez que se demuestran estos efectos de la sombra sobre la dispersión de la roya.

Hemos determinado que en presencia de mucha lluvia la sombra favorece la dispersión. Esto podría originarse a raíz de la acumulación del agua en la copa de los árboles, que da lugar a un aumento del volumen de las gotas de agua y mayor energía cinética, que al caer producen un mayor impacto. En nuestro estudio los árboles de Cashá, asociados con poró, tienen una copa entre 13 y 15 metros de altura. Algunos autores ya indicaron que las gotas de agua son agentes de dispersión (Rayner 1961; Becker 1977) y que la cobertura de los árboles incrementan la energía cinética de las gotas de agua (Mosley 1982; Vis 1986). En cambio, a pleno sol con lluvias abundantes, se pudo estar produciendo un lavado de esporas (Kushalappa y Eskes 1989). Esto se refleja también cuando el tiempo sin lluvia es cercano a cero, es decir poco tiempo después de una lluvia: la cantidad de esporas dispersadas es menor a pleno sol que bajo sombra en esta condición, posiblemente debido a la disminución de la cantidad de esporas a pleno sol por lavado durante el previo evento lluvioso sol (Kushalappa y Eskes 1989).

En este trabajo pareciera que no hay intercepción del viento por la sombra en presencia de lluvia. Es posible que la lluvia, la cual crea mucha variabilidad de dispersión, haya opacado el efecto de la sombra y por lo tanto no se expresa la interacción sombra y ráfagas. Pero en ausencia de lluvia es significativa la interacción ráfaga y sombra. La sombra densa intercepta el viento, lo cual ha sido demostrado por varios autores (Jaramillo-Robledo y Gómez-Gómez 1989; Muschler 1999). Estos eventos indican que la sombra desfavorece la dispersión de esporas ocasionada por el viento.

Evidentemente a pleno sol la dispersión es mayor a medida que aumenta las ráfagas de viento. Los promedios de dispersión son pequeños porque se consideraron los periodos sin la lluvia. Esto indica que el viento es un factor menos importante comparado con la lluvia en condiciones de Turrialba. La poca dispersión de esporas por el viento posiblemente fue afectada por el área reducida (400 m^2) de las parcelas y por la interacción con las parcelas vecinas, mayormente sombreadas. A nuestro conocimiento, es la primera vez que se reportan efectos de la sombra y sus interacciones con el viento sobre la dispersión esporas de roya, aunque tiene relación con lo indicado por otros autores (Bowden *et al.* 1971; Becker 1977; Kushalappa y Eskes 1989).

Si bien es cierto que en nuestro estudio la lluvia es el factor de mayor efecto sobre la dispersión, hay que considerar que la sombra es el factor que más favorece ese comportamiento. La lluvia puede ser un buen agente dispersor a pequeñas distancias, en donde las gotas de agua juegan un papel importante (Rayner 1961; Becker 1977). Pero Becker (1977) sostiene que el viento es el agente más importante en la dispersión a corta distancia. Otros autores indican que el viento puede transportar esporas a largas distancias,

e incluso se cree que continentalmente (Kushalappa y Eskes 1989; Brown y Hovmøller 2002).

Como lo indicamos anteriormente, poco tiempo después de una lluvia (cuando el tiempo sin lluvia es cercano a cero), se observa una menor dispersión a pleno sol, posiblemente debido al recién lavado de esporas por la lluvia (Kushalappa y Eskes 1989). Conforme aumentan las horas sin lluvia la dispersión es más eficiente a pleno sol. Esto se explica por el hecho de que el viento, en ausencia de lluvia, es más eficiente a pleno sol que bajo sombra. Sin embargo, la tendencia general es que la dispersión disminuye a medida que se alarga el tiempo sin lluvia. Esto podría estar en relación con una disminución de la cantidad de esporas disponibles.

Es posible que en la epidemia del 2012, al tener un comportamiento anormal de las condiciones meteorológicas, y mayor presencia de periodos cortos sin lluvia, pudo conducir a una mayor dispersión especialmente en los cultivos expuestos al sol, que fueron los más afectados por la epidemia en este periodo.

6. Conclusiones

- ❖ La sombra tiene impactos en la dispersión en seco de la roya en interacción con la lluvia, el viento y el tiempo sin lluvia. Cuando llueve, la sombra densa de Cashá y Poró incrementa la dispersión. En periodos secos, la sombra intercepta el viento, y la dispersión se reduce. La sombra puede por lo tanto ayudar a manejar la dispersión de la roya, pero esto depende de variables meteorológicas. En el transcurso de un año o en diferentes años pueden haber diferentes tipos de sombra óptimas.

7. Recomendaciones

- ❖ Se recomienda integrar al café sombra de copa menos abierta y de poca altura para evitar impactos fuertes de las gotas de agua sobre las plantas de café e integrar podas en la época de lluvia.
- ❖ Abrir líneas de investigación para conocer más sobre el destino de las esporas, lavado de esporas, depositación sobre las hojas y su nivel de viabilidad bajo condiciones de sombra y pleno sol.
- ❖ Abrir líneas de investigación para estudiar el efecto de diferentes tipos de sombra (especies, altura, estratos, cobertura) en la dispersión de la roya.

8. Discusión y conclusiones generales

De acuerdo con los resultados del artículo uno, se observa que la sombra densa incrementa la incidencia de la roya (favorece los procesos preinfecciosos), severidad (favorece la colonización) y cantidad de inóculo producido y la dispersión cuando la lluvia es intensa (artículo 2). Las condiciones de microclima bajo sombra parecen favorables a la roya, como ya lo expuso López *et al.* (2012): las temperaturas son más cercanas a las óptimas para la germinación, la mojadura de la hoja es más frecuente, y la humedad

relativa más alta. El efecto de la dispersión está en relación con la altura y el tipo de copa, a mayor altura mayor es el impacto de las gotas formadas por la acumulación de agua en la copa, lo que aumenta su energía cinética (Mosley 1982; Vis 1986).

Sin embargo la sombra también favorece el enemigo natural de la roya, *Lecanicillium lecanii*, de acuerdo con el artículo 1, y cuando no llueve la sombra intercepta el viento, se limita así la dispersión en seco de las esporas de roya, según el artículo 2.

Por lo tanto, la sombra densa tiene efectos opuestos sobre la roya: favorece procesos preinfecciosos, colonización y esporulación de la roya, pero también regula la carga fructífera, favorece a *Lecanicillium lecanii* y puede reducir la dispersión al interceptar el viento. El balance de esos efectos es difícil de estimar y puede variar en función del clima, del tipo de copa y la altura de la sombra (Figura 17).

De acuerdo con el resultado del artículo 1, los fungicidas controlan la roya al inicio de la epidemia con menor incidencia, severidad y cantidad de inóculo, pero su efecto desaparece al final del año. Por lo contrario, el manejo orgánico no permite controlar la roya al inicio del año pero sí permite su control al final. Este comportamiento se debe al incremento de las poblaciones del hiperparásito *Lecanicillium lecanii*, el mismo que controla la roya.

Se demostró así el efecto de regulación de la roya por su enemigo natural. Este efecto es casi inexistente cuando se aplican fungicidas.

Por lo tanto, el manejo con fungicidas tiene efectos opuestos sobre la roya. Sin embargo no se puede asegurar que el control natural y tardío por *L. lecanii* en el manejo orgánico sea suficiente para evitar pérdidas de la producción (Figura 17).

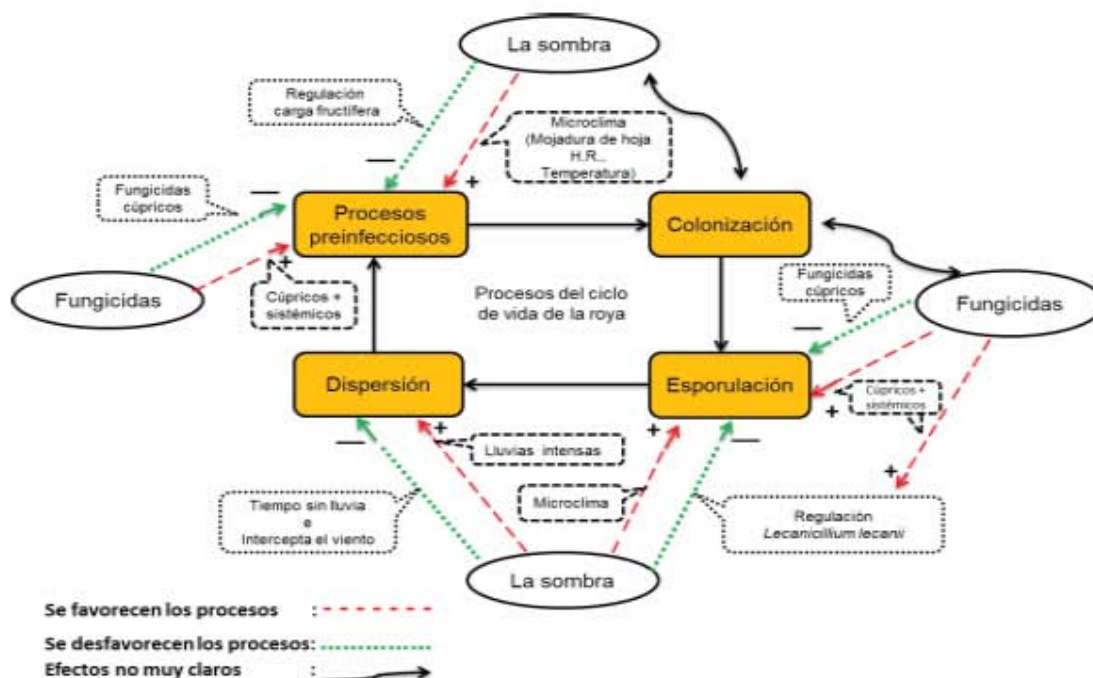


Figura 17. Potenciales efectos favorables y desfavorables de la sombra y del manejo sobre diferentes procesos del ciclo de la roya a través de diferentes mecanismos.

Referencias

- Agrios, G. 1998. Fitopatología. Enfermedades ocasionadas por Basidiomycetes. 2a ed México, DF (México), Limusa. p 413 - 437.
- Avelino, J.; Rivas, G. 2013. La roya anaranjada del cafeto. <http://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01071036>. 1-47.
- Becker, S. 1977. Diurnal periodicity in spore dispersal of *Hemileia vastatrix* in relation to weather factors. *Zeitschrift für Pflanzenkrankheiten, Pflanzenpathologie und Pflanzenschutz*: 577-591.
- Beretta, M.; Harakava, R.; Chagas, C.; Derrick, K.; Barthe, G.; Ceccardi, T.; Lee, R.; Paradela, O.; Sugimori, M.; Ribeiro, I. 1996. First report of *Xylella fastidiosa* in coffee. *Plant disease* (7).
- Bowden, J.; Gregory, P.; Johnson, C. 1971. Possible wind transport of coffee leaf rust across the Atlantic Ocean.
- Bowers, J.H.; Bailey, B.A.; Hebbar, P.K.; Sanogo, S.; Lumsden, R.D. 2001. The impact of plant diseases on world chocolate production. *APSnet*.
- Cadena, G. 1987. Enfermedades del cafeto. Editado en: Chinchiná (Colombia), Cenicafé, 1987. p. 157-169.
- Campos, P.E.; López, J.R.; Bordenave, E.E.I. 2008. Caracterización de aislamientos de *Puccinia graminis* f. sp. *Tritici*, agente causal de roya del tallo de trigo y su virulencia sobre cultivares de trigo pan. *In* Congreso Nacional de Trigo. 7. Simposio Nacional de Cereales de Siembra Otoño-Invernal. 5. Encuentro del Mercosur. 1. 2008 07 02-04, 2 al 4 de julio 2008. Santa Rosa, La Pampa. AR. 2008. p.
- De Lima, J.; Miranda, V.; Hartung, J.; Brlansky, R.; Coutinho, A.; Roberto, S.; Carlos, E. 1998. Coffee leaf scorch bacterium: axenic culture, pathogenicity, and comparison with *Xylella fastidiosa* of citrus. *Plant disease* (1): 94-97.
- Flament, M.-H.; Kebe, I.; Clement, D.; Pieretti, I.; Risterucci, A.-M.; N'Goran, J.-A.; Cilas, C.; Despreaux, D.; Lanaud, C. 2001. Genetic mapping of resistance factors to *Phytophthora palmivora* in cocoa. *Genome* (1): 79-85.
- Gowen, S.; Quénehervé, P.; Fogain, R.; Luc, M.; Sikora, R.; Bridge, J. 2005. Nematode parasites of bananas and plantains. *Plant parasitic nematodes in subtropical and tropical agriculture* (Ed. 2): 611-643.
- Haggar, J.; Barrios, M.; Bolaños, M.; Merlo, M.; Moraga, P.; Munguia, R.; Ponce, A.; Romero, S.; Soto, G.; Staver, C. 2011. Coffee agroecosystem performance under full sun, shade, conventional and organic management regimes in Central America. *Agroforestry Systems* (3): 285-301.
- Jaramillo-Robledo, A.; Gómez-Gómez, L. 1989. Microclima en cafetales a libre exposición solar y bajo sombrío. *Cenicafé* (3): 65-79.
- Kushalappa, A.C.; Eskes, A.B. 1989. Coffee rust: epidemiology, resistance, and management. CRC Press.
- Lemmon, P.E. 1956. A spherical densiometer for estimating forest overstory density. *Forest Science* (4): 314-320.
- López, B., DF; Virginio, F., E de M; Avelino, J. 2012. Shade is conducive to coffee rust as compared to full sun exposure under standardized fruit load conditions. *Crop Protection*: 21-29.
- Luc, M.; Sikora, R.A.; Bridge, J. 2005. Plant parasitic nematodes in subtropical and tropical agriculture. Cabi.
- Mosley, M. 1982. The effect of a New Zealand beech forest canopy on the kinetic energy of water drops and on surface erosion. *Earth Surface Processes and Landforms* (2): 103-107.
- Muschler, R. 1999. Árboles en cafetales. Catie.

- Oudemans, P.; Coffey, M.D. 1991. A revised systematics of twelve papillate *Phytophthora* species based on isozyme analysis. *Mycological Research* (9): 1025-1046.
- Peres, N.A.; Kuramae, E.E.; Dias, M.S.; De Souza, N.L. 2002. Identification and characterization of *Colletotrichum* spp. affecting fruit after harvest in Brazil. *Journal of Phytopathology* (3): 128-134.
- Porras, V.H.; Sánchez, L. 1991. Enfermedades del cacao. IICA Biblioteca Venezuela.
- Rayner, R. 1961. Germination and penetration studies on coffee rust (*Hemileia vastatrix* B. & Br.). *Annals of Applied Biology* (3): 497-505.
- Redak, R.A.; Purcell, A.H.; Lopes, J.R.; Blua, M.J.; Mizell III, R.F.; Andersen, P.C. 2004. The biology of xylem fluid-feeding insect vectors of *Xylella fastidiosa* and their relation to disease epidemiology. *Annual Reviews in Entomology* (1): 243-270.
- Salazar, E.; Hernández, R.; Tapia, A.; Gómez-Alpizar, L. 2012. Identificación molecular del hongo *Colletotrichum* spp., aislado de banano (*Musa* spp) de la altura en la zona de Turrialba y determinación de su sensibilidad a fungicidas poscosecha. *Agronomía Costarricense* (1): 53-68.
- Singh, R.P.; Hodson, D.P.; Huerta-Espino, J.; Jin, Y.; Njau, P.; Wanyera, R.; Herrera-Foessel, S.A.; Ward, R.W. 2008. Will stem rust destroy the world's wheat crop? *Advances in agronomy*: 271-309.
- Virginio Filho, E.d.M.; Haggard, J.; Staver, C. 2002. Sostenibilidad y sinergismo en sistemas agroforestales con café: Estudio de largo plazo de interacciones agroecológicas.
- Vis, M. 1986. Interception, drop size distributions and rainfall kinetic energy in four Colombian forest ecosystems. *Earth Surface Processes and Landforms* (6): 591-603.
- Watson, I.; De Sousa, C. 1983. Long distance transport of spores of *Puccinia graminis tritici* in the southern hemisphere. *In* *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* (4) 1983. p. 311-321.
- Yamamoto, P.T.; Gravena, S. 2000. Espécies e abundância de cigarrinhas e psílídeos (Homoptera) em pomares cítricos. *An. Soc. Entomol. Brasil* (1): 169-176.

9. ANEXOS

Anexo 1. Resumen de interacciones significativas en variables medidas en el tiempo (2013 y 2014)

Variables	F-valor	P-valor
Porcentaje de infección instantánea de hojas	2.69	<0.0001
Porcentaje de infección instantánea en áreas	1.86	0.0004
Cantidad de inóculo presente por rama infectada	3.74	<0.0001

Anexo 2. Pruebas de contrastes de variable Porcentaje de infección instantánea de hojas (2013 y 2014)

Contrastes Sombra_manejo	Contraste	E.E.		gl(num)	gl(den)	p-valor
SDMCFvsSSMCF1	-0.4352645	1.7157503	0.06435738	1	160	0.80006264
SDMOvsSMMO1	18.2257736	10.450651	3.04148201	1	160	0.08308233
SMMCSFvsSSMCSF1	6.4962898	7.76680173	0.69959443	1	160	0.40416745
SDMCFvsSDMO1	-23.1914088	10.4554454	4.92004624	1	160	0.0279551
SMMCSFvsSMMO1	1.96591911	7.90946661	0.06177843	1	160	0.80402556
SSMCFvsSSMCSF1	4.84290226	1.79643572	7.26755024	1	160	0.00777216
SDMCFvsSSMCF2	11.259595	2.62938654	18.3373539	1	160	3.1804E-05
SDMOvsSMMO2	28.0849479	9.70767357	8.3698354	1	160	0.00434688
SMMCSFvsSSMCSF2	-0.9746945	7.27360043	0.01795718	1	160	0.8935675
SDMCFvsSDMO2	-17.1331135	9.90666072	2.99101098	1	160	0.08565649
SMMCSFvsSMMO2	0.2654267	7.2215058	0.00135093	1	160	0.97072614
SSMCFvsSSMCSF2	-1.54788179	1.94056446	0.63623775	1	160	0.42625864
SDMCFvsSSMCF3	3.74561052	2.2813751	2.69557759	1	160	0.10259111
SDMOvsSMMO3	20.0143262	8.92193019	5.03227429	1	160	0.02625207
SMMCSFvsSSMCSF3	-4.58881995	5.39278253	0.72406278	1	160	0.39608613
SDMCFvsSDMO3	-12.4493483	9.12926024	1.85961081	1	160	0.17458524
SMMCSFvsSMMO3	4.6983E-08	5.08997307	8.5201E-17	1	160	0.99999999
SSMCFvsSSMCSF3	-0.76945267	2.15322917	0.12769777	1	160	0.72130202
SDMCFvsSSMCF4	0.69905573	2.27963726	0.09403556	1	160	0.75950684
SDMOvsSMMO4	-3.8394206	6.56243774	0.34229534	1	160	0.55933147
SMMCSFvsSSMCSF4	16.7099744	4.30418335	15.0719707	1	160	0.00015105
SDMCFvsSDMO4	1.56323079	6.5407886	0.05711971	1	160	0.81141354
SMMCSFvsSMMO4	13.635511	4.38161529	9.68443634	1	160	0.00220148
SSMCFvsSSMCSF4	0.09921786	2.19268361	0.00204752	1	160	0.96396486
SDMCFvsSSMCF5	0.51283642	1.75806146	0.08509217	1	160	0.77088957
SDMOvsSMMO5	8.52100179	5.60355728	2.3123506	1	160	0.13032357
SMMCSFvsSSMCSF5	-0.26929594	2.15921393	0.01555494	1	160	0.90090223
SDMCFvsSDMO5	-10.5438534	5.02801839	4.39749144	1	160	0.03756435
SMMCSFvsSMMO5	-1.27442478	3.12444987	0.16637241	1	160	0.68390138
SSMCFvsSSMCSF5	-1.53055917	2.02723536	0.57002238	1	160	0.45135993
SDMCFvsSSMCF6	1.50487025	1.46776939	1.05119299	1	160	0.30678007
SDMOvsSMMO6	1.54724496	6.49769486	0.05670215	1	160	0.81209105
SMMCSFvsSSMCSF6	0.26595033	2.20712739	0.01451932	1	160	0.90424132
SDMCFvsSDMO6	0.50040177	6.03120218	0.00688383	1	160	0.93398003
SMMCSFvsSMMO6	3.16367667	3.22683955	0.9612347	1	160	0.32835614
SSMCFvsSSMCSF6	-2.35494985	1.56777025	2.25630855	1	160	0.13504196
SDMCFvsSSMCF7	8.71932822	7.42336402	1.37963606	1	160	0.24190832
SDMOvsSMMO7	16.3320104	8.64716287	3.56723743	1	160	0.06073992
SMMCSFvsSSMCSF7	1.9376421	1.96390065	0.97343755	1	160	0.32531401
SDMCFvsSDMO7	-7.73138166	11.1111986	0.4841639	1	160	0.48755173

SMCSFvsSMMO7	-0.43953636	2.98510084	0.02168062	1	160	0.88312529
SSMCFvsSSMCSF7	2.25847894	1.16923157	3.73104965	1	160	0.05517708
SDMCFvsSSMCF8	3.8214348	1.49847311	6.5036176	1	160	0.01170449
SDMOvsSMMO8	1.03643957	2.64296539	0.15378183	1	160	0.69546905
SMMCSFvsSSMCSF8	0.80766252	1.46706469	0.30308283	1	160	0.582724
SDMCFvsSDMO8	1.41987783	2.67796367	0.28112055	1	160	0.59670276
SMMCSFvsSMMO8	-0.55745488	1.44982193	0.14783938	1	160	0.7011193
SSMCSFvsSSMCSF8	-15.6210699	6.827107	5.23537904	1	160	0.02344108
SDMCFvsSSMCF9	2.81199908	2.09451405	1.80245236	1	160	0.18131798
SDMOvsSMMO9	1.69896943	1.85805871	0.83608853	1	160	0.36189376
SMMCSFvsSSMCSF9	-14.6780051	4.96579554	8.73688064	1	160	0.00359021
SDMCFvsSDMO9	2.26473441	2.29830884	0.97099676	1	160	0.32591947
SMMCSFvsSMMO9	-0.78083344	1.62503521	0.23088263	1	160	0.63152647
SSMCFvsSSMCSF9	-12.7454669	4.95737164	6.61010783	1	160	0.01105116
SDMCFvsSSMCF10	-2.64537631	1.95547739	1.83007681	1	160	0.17802704
SDMOvsSMMO10	-0.7264511	1.43970948	0.25460273	1	160	0.61454685
SMCSFvsSSMCSF10	-13.3581273	3.9225835	11.5970295	1	160	0.00083522
SDMCFvsSDMO10	1.22749612	1.94997325	0.39626247	1	160	0.52992364
SMMCSFvsSMMO10	0.5011133	1.47211471	0.11587468	1	160	0.73399904
SSMCFvsSSMCSF10	-10.7128193	3.91328495	7.49418847	1	160	0.00689082
SDMCFvsSSMCF11	-2.23576104	1.80070542	1.54157771	1	160	0.21620017
SDMOvsSMMO11	3.45907872	2.24941149	2.36473824	1	160	0.12607998
SMMCSFvsSSMCSF11	1.49703607	2.57499594	0.3379959	1	160	0.56180644
SDMCFvsSDMO11	-3.2137646	2.43899329	1.73622863	1	160	0.18950101
SMMCSFvsSMMO11	7.15694157	1.55418423	21.2055697	1	160	8.3682E-06
SSMCFvsSSMCSF11	-3.17883034	2.56297078	1.53832249	1	160	0.21668344
SDMCFvsSSMCF12	3.09486256	1.26593274	5.97670014	1	160	0.01558126
SDMOvsSMMO12	4.73199933	3.14414984	2.26507652	1	160	0.13429121
SMMCSFvsSSMCSF12	-8.73196927	3.26210658	7.16519649	1	160	0.00820762
SDMCFvsSDMO12	-2.5918997	3.01873094	0.73720381	1	160	0.39184252
SMMCSFvsSMMO12	-0.39863343	1.5511492	0.06604505	1	160	0.79751489
SSMCFvsSSMCSF12	-9.28809877	3.25742275	8.13027809	1	160	0.00492762
SDMCFvsSSMCF13	2.13613589	0.98090302	4.7424811	1	160	0.03089102
SDMOvsSMMO13	2.86351364	2.97070345	0.92913733	1	160	0.33654178
SMMCSFvsSSMCSF13	-2.01172799	3.01047761	0.44654755	1	160	0.5049419
SDMCFvsSDMO13	-1.33289917	2.77714706	0.23035457	1	160	0.63191651
SMMCSFvsSMMO13	-1.72512602	1.37286149	1.57902209	1	160	0.21073309
SSMCFvsSSMCSF13	-1.50538551	3.0074311	0.25055559	1	160	0.61737198
SDMCFvsSSMCF14	2.01308731	5.97391924	0.11355507	1	160	0.7365741
SDMOvsSMMO14	0.69256939	2.70310321	0.06564495	1	160	0.79811572
SMMCSFvsSSMCSF14	-8.25585844	2.8252244	8.53922738	1	160	0.00397914
SDMCFvsSDMO14	3.60464201	3.20140609	1.26777664	1	160	0.26187022
SMMCSFvsSMMO14	0.46406354	1.3765836	0.11364484	1	160	0.7364739
SSMCFvsSSMCSF14	-6.4357979	6.23156382	1.0666224	1	160	0.30326816
SDMCFvsSSMCF15	-15.2209521	8.35013845	3.32273945	1	160	0.07019458
SDMOvsSMMO15	0.8035455	1.90033682	0.17879681	1	160	0.67297704
SMMCSFvsSSMCSF15	-5.91533935	2.94028788	4.04743255	1	160	0.04591687
SDMCFvsSDMO15	1.11013402	3.33319948	0.11092469	1	160	0.73952985
SMMCSFvsSMMO15	2.45232157	1.39705597	3.08125204	1	160	0.08111335
SSMCFvsSSMCSF15	13.0526323	8.07677252	2.61168325	1	160	0.10804917
SDMCFvsSSMCF16	-12.9756249	7.79584503	2.77032147	1	160	0.09798403
SDMOvsSMMO16	0.92826629	1.47246851	0.39742312	1	160	0.52932244
SMMCSFvsSSMCSF16	-2.1887655	1.82938114	1.43149578	1	160	0.23329039
SDMCFvsSDMO16	-0.32978019	2.97747657	0.0122674	1	160	0.91194684
SMMCSFvsSMMO16	0.26554756	1.2411464	0.04577608	1	160	0.83085576
SSMCFvsSSMCSF16	11.1197979	7.47557272	2.21260988	1	160	0.13885502

Anexo 3. Pruebas de contrastes de variable Porcentaje de infección instantánea en áreas (2013 y 2014)

Contrastes Sombra_manejo	Contraste	E.E.	F	gl(num)	gl(den)	p-valor
SDMCFvsSSMCF1	0.41762206	0.34395259	1.47424506	1	180	0.2262677
SDMOvsSMMO1	1.37455293	0.28060333	23.9959146	1	180	2.1413E-06
SMMCSFvsSSMCSF1	1.15220707	0.51640331	4.97832269	1	180	0.02690134
SDMCFvsSDMO1	-1.43685274	0.31109034	21.3329778	1	180	7.3297E-06
SMMCSFvsSMMO1	1.50752932	0.44530581	11.4607967	1	180	0.00087261
SSMCFvsSSMCSF1	-0.27650843	0.4001902	0.47740159	1	180	0.49049173
SDMCFsSSMCF2	-0.17220392	0.50484267	0.11635203	1	180	0.73342302
SDMOvsSMMO2	1.30656627	0.42748015	9.34180884	1	180	0.00258094
SMMCSFvsSSMCSF2	1.05934256	0.78670544	1.81321178	1	180	0.17981653
SDMCFvsSDMO2	-1.35438945	0.47392504	8.16709877	1	180	0.00476862
SMMCSFvsSMMO2	1.95420669	0.67839322	8.29808708	1	180	0.00445082
SSMCFvsSSMCSF2	-0.7704834	0.60966264	1.59715623	1	180	0.20794093
SDMCFvsSSMCF3	-0.10460862	0.31519048	0.11015108	1	180	0.74035833
SDMOvsSMMO3	0.93590374	0.26689042	12.2969212	1	180	0.00057283
SMMCSFvsSSMCSF3	0.54905424	0.49116701	1.2496032	1	180	0.26511802
SDMCFvsSDMO3	-0.98898575	0.29588755	11.1718907	1	180	0.00101009
SMMCSFvsSMMO3	1.10345014	0.423544	6.78747672	1	180	0.00994786
SSMCFvsSSMCSF3	-0.50286929	0.38063316	1.74540807	1	180	0.18813201
SDMCFvsSSMCF4	0.01300251	0.31929745	0.0016583	1	180	0.96756245
SDMOvsSMMO4	0.71251056	0.27036803	6.94499483	1	180	0.00913868
SMMCSFvsSSMCSF4	0.92106567	0.49756697	3.42671594	1	180	0.06578798
SDMCFvsSDMO4	-0.59391734	0.299743	3.92603269	1	180	0.04906654
SMMCSFvsSMMO4	1.25570204	0.42906283	8.56508003	1	180	0.00386873
SSMCFvsSSMCSF4	-0.22904567	0.38559285	0.35284684	1	180	0.55325181
SDMCFvsSSMCF5	0.49455541	0.52371873	0.89173066	1	180	0.34627455
SDMOvsSMMO5	1.03442309	0.44346363	5.44102097	1	180	0.02077494
SMMCSFvsSSMCSF5	1.00351622	0.81612035	1.51196027	1	180	0.22044502
SDMCFvsSDMO5	-0.00413108	0.49164509	7.0603E-05	1	180	0.9933051
SMMCSFvsSMMO5	1.59681996	0.70375834	5.14831134	1	180	0.02445582
SSMCFvsSSMCSF5	-0.05756715	0.63245792	0.00828488	1	180	0.92757686
SDMCFvsSSMCF6	1.39460964	0.53370876	6.82804964	1	180	0.0097326
SDMOvsSMMO6	1.42182701	0.45192277	9.89840152	1	180	0.00193604
SMMCSFvsSSMCSF6	0.19149957	0.83168798	0.05301695	1	180	0.81815579
SDMCFvsSDMO6	0.35060458	0.50102331	0.48968784	1	180	0.48496996
SMMCSFvsSMMO6	0.82086836	0.71718265	1.31004882	1	180	0.2539055
SSMCFvsSSMCSF6	-0.25154684	0.64452217	0.15232178	1	180	0.69678785
SDMCFvsSSMCF7	1.68352338	0.95011983	3.13965216	1	180	0.07810195
SDMOvsSMMO7	2.4107009	0.80452266	8.97863047	1	180	0.00311702
SMMCSFvsSSMCSF7	-0.20176873	1.48058887	0.01857115	1	180	0.89175539
SDMCFvsSDMO7	0.00073779	0.89193249	6.8422E-07	1	180	0.99934092
SMCSFvsSMMO7	1.03579567	1.27674401	0.6581737	1	180	0.41827689
SSMCFvsSSMCSF7	-0.50964909	1.14739225	0.19729618	1	180	0.65744574
SDMCFvsSSMCF8	-0.25424704	0.38391378	0.43857555	1	180	0.50865778
SDMOvsSMMO8	0.48234643	0.3250825	2.20156213	1	180	0.13961988
SMMCSFvsSSMCSF8	-0.44272552	0.58866244	0.56563525	1	180	0.45298091
SDMCFvsSDMO8	-0.01064281	0.36040209	0.00087204	1	180	0.97647431
SMMCSFvsSMMO8	0.28322515	0.51589242	0.30140145	1	180	0.58368555
SSMCSFvsSSMCSF8	0.40803202	0.46362541	0.77455818	1	180	0.37998412
SDMCFvsSSMCF9	-0.14092465	0.25389522	0.30808097	1	180	0.57954927
SDMOvsSMMO9	0.21379985	0.2149881	0.98897644	1	180	0.32132765
SMMCSFvsSSMCSF9	0.0892417	0.3956495	0.05087617	1	180	0.82180151

SDMCFvsSDMO9	0.09724404	0.23834614	0.16645995	1	180	0.6837622
SMMCSFvsSMMO9	0.29635867	0.34117717	0.75452794	1	180	0.38620313
SSMCFvsSSMCSF9	0.24485157	0.30661123	0.6377195	1	180	0.42559019
SDMCFvsSSMCF10	-0.10536522	0.22707254	0.21531056	1	180	0.64319718
SDMOvsSMMO10	0.12090995	0.19227575	0.39543494	1	180	0.5302535
SMCSFvsSSMCSF10	-0.00641031	0.35385123	0.00032818	1	180	0.98556651
SDMCFvsSDMO10	-0.10956367	0.21316614	0.26417805	1	180	0.6078946
SMMCSFvsSMMO10	0.24431228	0.30513362	0.64107744	1	180	0.42437645
SSMCFvsSSMCSF10	-0.1340111	0.27421938	0.23882801	1	180	0.62564875
SDMCFvsSSMCF11	-0.21781067	0.34414619	0.40056443	1	180	0.52760113
SDMOvsSMMO11	-0.02700964	0.29140894	0.00859077	1	180	0.9262558
SMMCSFvsSSMCSF11	-0.14056865	0.53628922	0.0687035	1	180	0.79353364
SDMCFvsSDMO11	-0.1580363	0.32306995	0.23928781	1	180	0.62531651
SMMCSFvsSMMO11	0.57874214	0.46245386	1.56615013	1	180	0.21239095
SSMCFvsSSMCSF11	-0.68654606	0.41560092	2.72889214	1	180	0.10029101
SDMCFvsSSMCF12	-0.38842412	0.34874019	1.24053321	1	180	0.26685338
SDMOvsSMMO12	0.03032084	0.29529894	0.01054287	1	180	0.91833247
SMMCSFvsSSMCSF12	0.09094237	0.54344812	0.02800376	1	180	0.86728784
SDMCFvsSDMO12	-0.39265486	0.3273826	1.43850297	1	180	0.23195816
SMMCSFvsSMMO12	0.52390483	0.46862714	1.24982708	1	180	0.26507536
SSMCFvsSSMCSF12	-0.40687236	0.42114876	0.93335172	1	180	0.33528971
SDMCFvsSSMCF13	-0.38472384	0.2637189	2.12821593	1	180	0.14635177
SDMOvsSMMO13	-0.44338367	0.23963786	3.42332808	1	180	0.06592044
SMMCSFvsSSMCSF13	0.22176178	0.41095791	0.2911915	1	180	0.59012491
SDMCFvsSDMO13	-0.03956844	0.2475682	0.02554514	1	180	0.87319541
SMMCSFvsSMMO13	0.88702741	0.35437795	6.26528295	1	180	0.01320321
SSMCFvsSSMCSF13	-0.57208947	0.31847458	3.2268468	1	180	0.07411696
SDMCFvsSSMCF14	-0.39743981	0.56567714	0.49363449	1	180	0.48321813
SDMOvsSMMO14	-0.62357209	0.47899229	1.69479155	1	180	0.19463409
SMMCSFvsSSMCSF14	0.47391614	0.88150488	0.28903707	1	180	0.5915023
SDMCFvsSDMO14	-0.01969248	0.53103388	0.00137517	1	180	0.97045969
SMMCSFvsSMMO14	1.64069749	0.76014085	4.65874443	1	180	0.03222015
SSMCFvsSSMCSF14	-1.41260611	0.68312811	4.27600153	1	180	0.04008454
SDMCFvsSSMCF15	-0.37882405	0.60474455	0.39240194	1	180	0.53183314
SDMOvsSMMO15	-0.7450518	0.51207298	2.11694325	1	180	0.14741872
SMMCSFvsSSMCSF15	1.74816773	0.92356866	3.58284334	1	180	0.05998399
SDMCFvsSDMO15	0.24474796	0.56770872	0.18586046	1	180	0.66690033
SMMCSFvsSMMO15	2.50229499	0.81263853	9.48161228	1	180	0.00240066
SSMCFvsSSMCSF15	-1.20162578	0.73030705	2.70724452	1	180	0.1016385
SDMCFvsSSMCF16	-0.54634531	1.04848793	0.27152358	1	180	0.60295203
SDMOvsSMMO16	-1.80698907	0.88781675	4.14251783	1	180	0.04328518
SMMCSFvsSSMCSF16	1.98126369	1.63387766	1.47043385	1	180	0.22686636
SDMCFvsSDMO16	0.08020824	0.98427633	0.00664055	1	180	0.93514317
SMMCSFvsSMMO16	2.5664427	1.40892827	3.31806876	1	180	0.07018232
SSMCFvsSSMCSF16	-1.76561455	1.26618442	1.94445486	1	180	0.16490431

Anexo 4. Pruebas de contrastes de variable Cantidad de inóculo por rama infectada (2013 y 2014)

Contrastes Sombra _manejo	Contraste	E.E.	F	gl(num)	gl(den)	p-valor
SDMCFvsSSMCF1	-65185.18333	39587.3717	2.7113429	1	180	0.10138187
SDMOvsSMMO1	88629.63	27753.51288	10.198163	1	180	0.00165968
SMMCSFvsSSMCSF1	-22370.37	38343.65444	0.34037631	1	180	0.56034238
SDMCFvsSDMO1	-123370.37	30828.94118	16.014173	1	180	9.1757E-05
SMMCSFvsSMMO1	8074.073333	28259.1768	0.08163311	1	180	0.77542487
SSMCFvsSSMCSF1	-58185.18667	38054.03627	2.33788642	1	180	0.12801619
SDMCFvsSSMCF2	3851.853333	70159.88472	0.00301413	1	180	0.95627816
SDMOvsSMMO2	-10555.55667	62732.88405	0.02831208	1	180	0.86656613
SMMCSFvsSSMCSF2	-250629.63	87421.67752	8.21914333	1	180	0.00463965
SDMCFvsSDMO2	-83814.81333	69925.58445	1.43671079	1	180	0.23224803
SMMCSFvsSMMO2	4962.96	63917.27866	0.006029	1	180	0.93819541
SSMCFvsSSMCSF2	-353814.8133	86748.87892	16.6350566	1	180	6.7958E-05
SDMCFvsSSMCF3	5518.52	17059.7702	0.10464028	1	180	0.74670613
SDMOvsSMMO3	80444.44333	15461.03243	27.0716745	1	180	5.3031E-07
SMMCSFvsSSMCSF3	9962.96	20840.4765	0.22853961	1	180	0.63318888
SDMCFvsSDMO3	-75185.18333	17009.02057	19.5391611	1	180	1.7002E-05
SMMCSFvsSMMO3	22481.48	15714.49397	2.04667552	1	180	0.15427265
SSMCFvsSSMCSF3	-12777.78	20691.84966	0.38133984	1	180	0.53766748
SDMCFvsSSMCF4	25370.36667	27854.47664	0.82958995	1	180	0.36360923
SDMOvsSMMO4	13703.70333	25019.96702	0.299987	1	180	0.58456909
SMMCSFvsSSMCSF4	12148.15	34480.71337	0.12412744	1	180	0.72501252
SDMCFvsSDMO4	20333.33333	27764.8682	0.53632239	1	180	0.46491336
SMMCSFvsSMMO4	-3518.516667	25471.09174	0.01908201	1	180	0.89028604
SSMCFvsSSMCSF4	24333.33667	34221.71522	0.50559152	1	180	0.47797388
SDMCFvsSSMCF5	182740.7367	119194.9237	2.35047276	1	180	0.12700074
SDMOvsSMMO5	21481.48	106517.2928	0.04067131	1	180	0.84040144
SMMCSFvsSSMCSF5	8555.553333	148639.3749	0.00331305	1	180	0.95416365
SDMCFvsSDMO5	246999.9967	118795.0844	4.32311665	1	180	0.03901552
SMMCSFvsSMMO5	74740.74	108539.5079	0.47417548	1	180	0.49195906
SSMCFvsSSMCSF5	19555.55333	147492.1369	0.01757934	1	180	0.89466804
SDMCFvsSSMCF6	181407.4067	36692.02673	24.4436821	1	180	1.7447E-06
SDMOvsSMMO6	44888.89	32882.67244	1.8635606	1	180	0.1739182
SMMCSFvsSSMCSF6	-71074.07	45571.21696	2.4324343	1	180	0.12060467
SDMCFvsSDMO6	244370.3667	36571.72701	44.6484249	1	180	2.8486E-10
SMMCSFvsSMMO6	14000	33489.55364	0.17475812	1	180	0.67641557
SSMCFvsSSMCSF6	22777.78	45224.65443	0.25367185	1	180	0.61511724
SDMCFvsSSMCF7	39740.74	59318.78153	0.44883577	1	180	0.50374689
SDMOvsSMMO7	65518.51667	53057.57909	1.52487152	1	180	0.21849328
SMMCSFvsSSMCSF7	35259.26333	73877.31712	0.22778454	1	180	0.63375043
SDMCFvsSDMO7	91259.26	59121.22775	2.38268701	1	180	0.12444261
SMCSFvsSMMO7	56555.55667	54055.91317	1.09462193	1	180	0.29685231
SSMCFvsSSMCSF7	95740.74333	73309.76201	1.70557166	1	180	0.19322745
SDMCFvsSSMCF8	-962.9633333	10938.88612	0.00774949	1	180	0.92994973
SDMOvsSMMO8	13666.66667	10112.6285	1.82640504	1	180	0.17824876
SMMCSFvsSSMCSF8	-14851.85333	10517.26928	1.99413849	1	180	0.15963532
SDMCFvsSDMO8	11259.26	10912.41498	1.06457913	1	180	0.30355744
SMMCSFvsSMMO8	11037.03667	10242.49955	1.16116267	1	180	0.28266655
SSMCSFvsSSMCSF8	13222.22333	12865.90879	1.05615593	1	180	0.30547259
SDMCFvsSSMCF9	-11259.25667	8802.950289	1.63592331	1	180	0.20253216
SDMOvsSMMO9	11740.74	8283.168589	2.00908328	1	180	0.15808842
SMMCSFvsSSMCSF9	-5074.076667	10097.91856	0.25249357	1	180	0.61593892

SDMCFvsSDMO9	-11259.25667	8786.15948	1.64218195	1	180	0.20167469
SMMCSFvsSMMO9	10407.40667	8364.246948	1.54821531	1	180	0.21501689
SSMCFvsSSMCSF9	-3740.743333	10045.57363	0.13866483	1	180	0.71005003
SDMCFvsSSMCF10	-16444.44333	13925.52746	1.39448885	1	180	0.23920651
SDMOvsSMMO10	11851.85	12709.60977	0.86957663	1	180	0.35232166
SMCSFvsSSMCSF10	-27370.37333	16827.83238	2.64548369	1	180	0.10559393
SDMCFvsSDMO10	-12740.74	13886.80413	0.84175303	1	180	0.36012355
SMMCSFvsSMMO10	12074.07333	12901.79196	0.87580526	1	180	0.35060701
SSMCFvsSSMCSF10	-23888.89333	16713.19459	2.04302238	1	180	0.1546388
SDMCFvsSSMCF11	-25777.77667	18636.60116	1.91318731	1	180	0.16832287
SDMOvsSMMO11	-8925.923333	16851.32538	0.28056803	1	180	0.59698186
SMMCSFvsSSMCSF11	-5185.183333	22845.79206	0.05151288	1	180	0.82070892
SDMCFvsSDMO11	-18555.55333	18579.99021	0.99737128	1	180	0.31928807
SMMCSFvsSMMO11	10518.52333	17134.64304	0.37684211	1	180	0.54007319
SSMCFvsSSMCSF11	-17407.40667	22680.57002	0.58906093	1	180	0.44378807
SDMCFvsSSMCF12	-20518.52333	19144.47435	1.14869654	1	180	0.28525707
SDMOvsSMMO12	-8259.256667	17299.75155	0.22793037	1	180	0.63364188
SMMCSFvsSSMCSF12	13444.44667	23490.30058	0.32757347	1	180	0.56780557
SDMCFvsSDMO12	-22888.89333	19085.99517	1.43820228	1	180	0.23200676
SMMCSFvsSMMO12	54000.00333	17592.58264	9.42168052	1	180	0.00247631
SSMCFvsSSMCSF12	-51185.18333	23319.78447	4.81769677	1	180	0.02944865
SDMCFvsSSMCF13	-3888.89	9258.157845	0.17644207	1	180	0.67494984
SDMOvsSMMO13	-42370.37	13374.39335	10.0363623	1	180	0.00180342
SMMCSFvsSSMCSF13	38740.74667	10712.79156	13.0776787	1	180	0.0003879
SDMCFvsSDMO13	4037.036667	9239.207503	0.19092199	1	180	0.66267409
SMMCSFvsSMMO13	40629.63333	8762.113532	21.5014651	1	180	6.7764E-06
SSMCFvsSSMCSF13	-2851.85	10654.22131	0.07164897	1	180	0.78925731
SDMCFvsSSMCF14	-26888.88667	30607.05585	0.77179601	1	180	0.38083321
SDMOvsSMMO14	-16111.11	27466.91644	0.34405757	1	180	0.55823132
SMMCSFvsSSMCSF14	38444.44333	37939.08133	1.02681814	1	180	0.31226733
SDMCFvsSDMO14	12925.92667	30507.82779	0.17951502	1	180	0.67229621
SMMCSFvsSMMO14	118518.5167	27966.88554	17.959085	1	180	3.5998E-05
SSMCFvsSSMCSF14	-56370.37	37652.6628	2.24135362	1	180	0.13611477
SDMCFvsSSMCF15	-8148.15	29247.67384	0.07761316	1	180	0.78087821
SDMOvsSMMO15	-27962.96	26258.18873	1.13406188	1	180	0.28833701
SMMCSFvsSSMCSF15	-22074.07333	37443.12468	0.3475528	1	180	0.55624095
SDMCFvsSDMO15	3555.553333	29153.18793	0.0148745	1	180	0.90306592
SMMCSFvsSMMO15	44148.15	26734.08257	2.72705847	1	180	0.10040438
SSMCFvsSSMCSF15	-59555.55667	35958.82205	2.74304962	1	180	0.0994204
SDMCFvsSSMCF16	-26111.11	73060.58551	0.12772749	1	180	0.72121867
SDMOvsSMMO16	-45555.55333	65322.15275	0.48636428	1	180	0.48645341
SMMCSFvsSSMCSF16	-16222.22	91044.69231	0.03174763	1	180	0.85878305
SDMCFvsSDMO16	-42962.96333	72816.46796	0.34812021	1	180	0.55591911
SMMCSFvsSMMO16	136666.67	66556.24784	4.21645592	1	180	0.04148016
SSMCFvsSSMCSF16	-215296.2967	90343.76935	5.67906326	1	180	0.01820986

Anexo 5. Resumen de variables significativas con valores únicos por año (2013 y 2014)

Variables	F-valor	P-valor
Área bajo la curva del progreso de la enfermedad en hojas	2.99	0.0331
Área bajo la curva del progreso de la enfermedad en áreas	3.28	0.0232
Porcentaje de defoliación acumulada “final” en hojas	4.88	0.0037
Porcentaje de defoliación acumulada “final” en áreas	6.43	0.0008
Porcentaje de crecimiento acumulado en hojas	3.10	0.0287
Porcentaje de crecimiento acumulado en área	2.62	0.0483
Nudos fructíferos por plantas	3.33	0.0218
Porcentaje de parasitismo (%)	1.73	0.0020

Anexo 6. Pruebas de contrastes de variable Área bajo la curva del progreso de la enfermedad en hojas

Contrastes Sombra_Manejo	Contraste	E.E.	F	gl(num)	gl(den)	p-valor
SDMCFvsSSMCF2013	-3.2133332	6.57663025	0.23872874	1	22	0.62996084
SDMOvsSMMO2013	25.9533333	5.85161013	19.6714115	1	22	0.00020835
SMMCSFvsSSMCSF2013	-3.11999998	11.5286313	0.0732409	1	22	0.78919798
SDMCFvsSDMO2013	-22	7.08306983	9.64722293	1	22	0.00515235
SMMCSFvsSMMO2013	-0.47999999	7.58473123	0.004005	1	22	0.95011102
SSMCFvsSSMCSF2013	4.52666667	10.1343337	0.1995109	1	22	0.65948187
SDMCFvsSSMCF2014	88.1966667	32.6609132	7.29201742	1	22	0.01306764
SDMOvsSMMO2014	57.6666667	20.8688732	7.63574989	1	22	0.01134087
SMMCSFvsSSMCSF2014	-76.8433333	70.4797393	1.18873161	1	22	0.28738387
SDMCFvsSDMO2014	13.0533334	37.2745614	0.12263594	1	22	0.72952358
SMMCSFvsSMMO2014	3.48	19.7853108	0.03093661	1	22	0.86199083
SSMCFvsSSMCSF2014	-97.7999999	68.4747203	2.03993897	1	22	0.16725952

Anexo 7. Pruebas de contrastes de variable Área bajo la curva del progreso de la enfermedad en áreas

Contrastes Sombra_Manejo	Contraste	E.E.	F	gl(num)	gl(den)	p-valor
SDMCFvsSSMCF2013	14.29	16.95699	0.71017753	1	22	0.40845373
SDMOvsSMMO2013	35.08	13.3072606	6.94931255	1	22	0.01508458
SMMCSFvsSSMCSF2013	4.07333333	29.4332025	0.01915247	1	22	0.8911892
SDMCFvsSDMO2013	-8.28	18.5390995	0.19947267	1	22	0.6595123
SMMCSFvsSMMO2013	9.91666667	10.5394466	0.88531091	1	22	0.35696875
SSMCFvsSSMCSF2013	6.66666667	29.5999656	0.05072652	1	22	0.82388283
SDMCFvsSSMCF2014	208.34	72.4105117	8.27831764	1	22	0.00875093
SDMOvsSMMO2014	121.696667	56.8252709	4.58642543	1	22	0.04355333
SMMCSFvsSSMCSF2014	-197.433333	125.687003	2.46751734	1	22	0.1304936
SDMCFvsSDMO2014	38.3566667	79.1665077	0.23474629	1	22	0.63281541
SMMCSFvsSMMO2014	-29.0033333	45.0060252	0.4152929	1	22	0.52595811
SSMCFvsSSMCSF2014	-216.716667	126.399122	2.93965597	1	22	0.1004842

Anexo 8. Pruebas de contrastes de variable Porcentaje de defoliación acumulada “final” en hojas

Contrastes sombra_manejo	Contraste	E.E.	F	gl(num)	gl(den)	p-valor
SDMCFvsSSMCF2013	821.696667	589.121487	1.94541977	1	22	0.17700589
SDMOvsSMMO2013	1446.35333	589.121487	6.02752576	1	22	0.02245793
SMMCSFvsSSMCSF2013	430.833333	589.121487	0.53482151	1	22	0.47230505
SDMCFvsSDMO2013	-2024.56	589.121487	11.8100457	1	22	0.00235618
SMMCSFvsSMMO2013	2144.22667	589.121487	13.2474308	1	22	0.00144616
SSMCFvsSSMCSF2013	-3113.29667	589.121487	27.9274503	1	22	2.6519E-05
SDMCFvsSSMCF2014	-1370.94667	589.121487	5.41541064	1	22	0.02956099
SDMOvsSMMO2014	-336.843333	589.121487	0.32692354	1	22	0.57327252
SMMCSFvsSSMCSF2014	560.98	589.121487	0.90674471	1	22	0.35132524
SDMCFvsSDMO2014	-132.656667	589.121487	0.05070473	1	22	0.82392001
SMMCSFvsSMMO2014	1454.55	589.121487	6.09603684	1	22	0.02178959
SSMCFvsSSMCSF2014	7.87666667	589.121487	0.00017876	1	22	0.98945296

Anexo 9. Pruebas de contrastes de variable Porcentaje de defoliación acumulada “final” en áreas

Contrastes Sombra_Manejo	Contraste	E.E.	F	gl(num)	gl(den)	p-valor
SDMCFvsSSMCF2013	862.236667	609.868228	1.99885346	1	22	0.17141357
SDMOvsSMMO2013	1191.78	609.868228	3.81874068	1	22	0.06351082
SMMCSFvsSSMCSF2013	103.51	609.868228	0.02880664	1	22	0.8667773
SDMCFvsSDMO2013	-2123.84	609.868228	12.1275081	1	22	0.00211107
SMMCSFvsSMMO2013	1589.28	609.868228	6.79092319	1	22	0.01613179
SSMCFvsSSMCSF2013	-3280.06667	609.868228	28.9263291	1	22	2.1185E-05
SDMCFvsSSMCF2014	-1399.19	609.868228	5.26358169	1	22	0.03169146
SDMOvsSMMO2014	-516.293333	609.868228	0.71667296	1	22	0.40635226
SMMCSFvsSSMCSF2014	692.296667	609.868228	1.28858319	1	22	0.26852576
SDMCFvsSDMO2014	5.14	609.868228	7.1032E-05	1	22	0.99335143
SMMCSFvsSMMO2014	1631.84	609.868228	7.15950721	1	22	0.01380966
SSMCFvsSSMCSF2014	-51.5066667	609.868228	0.00713272	1	22	0.93345819

Anexo 10. Pruebas de contrastes de variable Porcentaje de crecimiento acumulado en hojas

Contrastes Sombra_Manejo	Contraste	E.E.	F	gl(num)	gl(den)	p-valor
SDMCFvsSSMCF2013	-3.21333333	7.12095199	0.20362704	1	22	0.65622568
SDMOvsSMMO2013	25.9533333	4.54691527	32.5801116	1	22	9.6736E-06
SMMCSFvsSSMCSF2013	-3.12	12.9284133	0.05823965	1	22	0.81153525
SDMCFvsSDMO2013	-22	6.68329362	10.8358823	1	22	0.00332621
SMMCSFvsSMMO2013	-0.48	6.14289989	0.0061057	1	22	0.93842384
SSMCFvsSSMCSF2013	4.52666667	12.4949843	0.13124586	1	22	0.72060064
SDMCFvsSSMCF2014	64.1966667	34.9777067	3.36854453	1	22	0.08000875
SDMOvsSMMO2014	57.6666667	22.3341864	6.66667717	1	22	0.01700994
SMMCSFvsSSMCSF2014	-76.8433333	63.5036226	1.46425053	1	22	0.23909678
SDMCFvsSDMO2014	13.0533333	32.827954	0.1581085	1	22	0.69473586
SMMCSFvsSMMO2014	3.48	30.1735711	0.01330164	1	22	0.90922763
SSMCFvsSSMCSF2014	-73.8	61.3746445	1.44588831	1	22	0.24197156

Anexo 11. Pruebas de contrastes de variable Porcentaje de crecimiento acumulado en áreas

Contrastes Sombra_manejo	Contraste	E.E.	F	gl(num)	gl(den)	p-valor
SDMCFvsSSMCF2013	14.29	19.157208	0.55641654	1	22	0.46360417
SDMOvsSMMO2013	35.08	12.0614808	8.45897834	1	22	0.00814614
SMMCSFvsSSMCSF2013	4.07333334	18.5975931	0.04797184	1	22	0.82865
SDMCFvsSDMO2013	-8.27999997	14.5753577	0.32271728	1	22	0.57573205
SMMCSFvsSMMO2013	9.91666669	10.9700191	0.817178	1	22	0.37579932
SSMCFvsSSMCSF2013	6.66666666	22.9252271	0.08456491	1	22	0.77392773
SDMCFvsSSMCF2014	180.34	88.3815918	4.16351844	1	22	0.0534846
SDMOvsSMMO2014	121.696667	53.9483161	5.08863825	1	22	0.03436291
SMMCSFvsSSMCSF2014	-197.433333	149.159532	1.75201948	1	22	0.19921377
SDMCFvsSDMO2014	38.3566669	94.3761251	0.16517999	1	22	0.68835801
SMMCSFvsSMMO2014	-29.0033333	28.4053784	1.04254466	1	22	0.31832789
SSMCFvsSSMCSF2014	-188.716667	152.501063	1.5313511	1	22	0.22895536

Anexo 12. Pruebas de contrastes de variable Porcentaje de parasitismo (%)

Contrastes Sombra_manejo	Contraste	E.E.	F	gl(num)	gl(den)	p-valor
SSMCFvsSSMCSF2013	-2.55807439	0.73922882	11.9748082	1	22	0.00222528
SDMOvsSMMO2013	4.28575565	1.35550135	9.99665958	1	22	0.00452115
SDMCFvsSDMO2013	-5.18415391	2.05578012	6.3591995	1	22	0.01942106
SMMCSFvsSSMCSF2013	4.06714434	1.9215719	4.47987496	1	22	0.04584256
SMMCSFvsSMMO2013	3.76811894	1.9817872	3.61522363	1	22	0.07043083
SSMCFvsSSMCSF2014	1.20963243	0.73922882	2.67762075	1	22	0.11599481
SDMCFvsSDMO2014	-2.7993802	2.05578012	1.85425923	1	22	0.18707174
SDMCFvsSSMCF2013	1.95870152	1.78054744	1.21012274	1	22	0.28319974
SMMCSFvsSSMCSF2014	1.28063884	1.9215719	0.44416063	1	22	0.51205021
SDMCFvsSSMCF2014	-1.05820995	1.78054744	0.35321292	1	22	0.55836289
SDMOvsSMMO2014	0.72133214	1.35550135	0.28318527	1	22	0.59995466
SMMCSFvsSMMO2014	-0.9488317	1.9817872	0.22922624	1	22	0.63682231